



Analyse des tendances d'évolution de peuplements de macroinvertébrés benthiques dans un contexte de réchauffement des eaux

Mathieu Floury

► To cite this version:

Mathieu Floury. Analyse des tendances d'évolution de peuplements de macroinvertébrés benthiques dans un contexte de réchauffement des eaux. Sciences agricoles. Université Blaise Pascal - Clermont-Ferrand II, 2013. Français. NNT : 2013CLF22344 . tel-00844377

HAL Id: tel-00844377

<https://theses.hal.science/tel-00844377>

Submitted on 15 Jul 2013

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

ECOLE DOCTORALE SCIENCE DE LA VIE, SANTE, AGRONOMIE,
ENVIRONNEMENT

N° d'ordre 608

Thèse

Présentée à l'Université Blaise Pascal pour l'obtention du grade de

DOCTEUR D'UNIVERSITE

Spécialité : Ecologie des Systèmes Aquatiques Continentaux

Soutenue le 14 mars 2013 par

Mathieu FLOURY

**ANALYSE DES TENDANCES D'EVOLUTION DE
PEUPELEMENTS DE MACROINVERTEBRES BENTHIQUES
DANS UN CONTEXTE DE RECHAUFFEMENT DES EAUX**

Composition du jury :

Yves SOUCHON	Directeur de Recherche, IRSTEA (Directeur de thèse)
Isabelle DURANCE	Senior Research Fellow, Cardiff University (Rapporteur)
Núria BONADA CAPARROS	Associated Professor, University of Barcelona (Rapporteur)
Jean-Nicolas BEISEL	Maître de Conférence – HDR, LIEBE, Université de Lorraine (Examineur)
Christian DESVILETTES	Professeur, LMGE, Université Blaise Pascal (Examineur)
Cécile DELATTRE	Ingénieur – Chercheur, LNHE, EDF R&D (Membre invité)

Remerciements

Les deux premières personnes que je tiens ici à remercier très sincèrement sont **Cécile Delattre** et **Yves Souchon**. Avant tout, merci à vous deux d'avoir proposé ce sujet de thèse et de m'avoir fait confiance pour tenter de le mener à bien. Ensuite, Cécile, mille fois merci pour ta présence, ton aide et ton soutien au quotidien. Cette expérience était une grande première pour nous deux mais j'aurais difficilement pu souhaiter meilleur encadrement de proximité. C'est d'autant plus frustrant de savoir que tu n'auras pas voix au chapitre final, mais ceci est une autre histoire... Yves, je te remercie tout autant pour ta disponibilité malgré l'éloignement géographique, pour tes conseils avisés et pour m'avoir guidé avec bienveillance tout au long de cette thèse, avec une mention particulière pour les notes humoristiques, toujours appréciées.

Je remercie également **Christian Desvillettes** d'avoir accepté d'endosser le rôle officiel, un peu obscur, de « Correspondant Universitaire ». Je vous suis surtout reconnaissant de m'avoir permis de faire mes premiers pas dans le monde de la recherche, lors de mon stage de Master 2, puis dans celui de l'enseignement, en me faisant confiance pour participer à la formation des nouveaux FREMAC.

J'adresse mes sincères remerciements à **Isabelle Durance** et **Núria Bonada Caparros** qui m'ont fait l'honneur d'accepter la tâche difficile de rapporteur de ce manuscrit. Ces remerciements vont également à **Jean-Nicolas Beisel** pour avoir accepté d'évaluer mon travail en tant que membre du jury de thèse.

Je voudrais témoigner toute ma gratitude à **Steve Ormerod** et **Philippe Usseglio-Polatera** pour leur disponibilité et tout le temps qu'ils m'ont consacré malgré leurs agendas surchargés, pour leur patience, pour leur gentillesse et pour leurs conseils avisés. Que ce soit lors des comités de pilotage ou pour l'élaboration des publications issues de cette thèse, nos échanges ont toujours été très riches d'enseignements pour moi et d'une aide particulièrement précieuse. J'espère sincèrement qu'ils annoncent de nouvelles collaborations à venir.

Je tiens également à remercier **Martial Ferréol**, pour le temps qu'il a passé à préparer une bonne partie des données utilisées dans cette thèse ainsi que pour sa disponibilité et son aide plus qu'appréciables lors de mes premiers balbutiements avec R, **Véronique Gouraud** et **Bertrand Villeneuve**, pour leur participation aux comités de pilotage et pour avoir répondu présent à chaque fois que je les ai sollicités, et **Régis Thévenet**, pour sa contribution au bon déroulement de cette thèse.

Un grand merci également à **Nicolas Péru** qui, à peine installé dans les locaux, a assuré efficacement la permanence de « SOS thésard en détresse ». En prime, la logique floue n'a (presque) plus de secret pour moi !

Je n'oublie pas non plus **Pierre Furgoni**, dont le travail de stage a été profitable pour une partie de ma thèse.

Toutes mes amitiés aux membres de l'équipe « Gestion Hydro-Environnementale des Ouvrages » que je n'ai pas déjà cités, en particulier **Laurence**, **Anne**, **Eric**, **Emma**, **Laure**, **Philippe**, **François** et **Pascale**. Merci pour votre accueil, votre bonne humeur et tous les bons moments passés en votre compagnie. C'est une des seules choses que je regretterai en quittant la région parisienne, et vous savez que ce n'est pas peu dire ! Cela vaut aussi pour **les occupants du bâtiment D** que j'ai côtoyés avec grand plaisir pendant trois ans, avec une mention spéciale pour **Sylvain** (cinéphile décalé et adversaire de tennis indéfectible), **Chi-Tuân** (consultant rugby incollable et fournisseur officiel de nougat), **Yvan** (collègue de bureau irréprochable), **Clément** (cascadeur de renom) et **Réza** (qui a accepté de taper la balle avec un thésard malgré ses nouvelles fonctions).

A titre plus personnel, je veux remercier les proches qui m'ont soutenu et encouragé tout au long de cette thèse, et ce malgré quelques difficultés à saisir certaines subtilités de mon travail. A commencer par **mes parents** et **mes sœurs** qui m'ont toujours fait confiance en me donnant les moyens d'arriver jusqu'ici. Un immense merci à **ma seconde famille** qui aura été d'un soutien tout aussi inébranlable. Merci à mes amis que j'ai parfois un peu délaissés pendant cette thèse, à ceux de longue date, **Alex**, **Jibi**, **Milie**, **Jérém**, **Yoyo**, et à ceux rencontrés plus récemment, **Caro**, **Romain**, **Delphine**, **Hugo**.

Pour finir, je ne saurai combien **te** remercier pour tout ce que tu m'apportes, bien au-delà de cette thèse. Merci d'avoir supporté ces innombrables heures de train, de voiture, de téléphone et surtout merci de m'avoir supporté (à tous les sens du terme) pendant ces années. Pour nous, c'est maintenant le début d'une nouvelle aventure...

À mes parents,

À mes sœurs,

À Elodie.

Les effets du changement climatique sur la biodiversité à l'échelle du globe sont maintenant sans équivoque. Parmi les écosystèmes affectés, les cours d'eau sont particulièrement vulnérables aux fluctuations du climat. Un nombre croissant d'études long-terme témoigne ainsi du réchauffement significatif (i.e. échauffements plus précoces, plus longs et *maxima* plus élevés) et de la saisonnalité exacerbée des régimes hydrauliques (i.e. crues et étiages plus fréquents) de nombreuses rivières dans le monde, tendance qui s'est accentuée au cours des trois dernières décennies. Les modifications de structure et de composition des communautés aquatiques constituent alors un signal intégrateur des réponses écologiques à ces changements climatiques. Dans certaines circonstances, ce signal peut également être exacerbé, modéré ou potentiellement masqué par d'autres variations abiotiques. Néanmoins, la distinction et la contribution relative de différents facteurs de stress s'avèrent souvent complexes, ce qui se traduit par un nombre encore restreint d'études traitant de cette problématique.

L'objectif de ce travail de thèse était donc d'évaluer l'effet relatif de différents facteurs de forçage sur les tendances d'évolution à long-terme des communautés de macroinvertébrés benthiques de grands cours d'eau, dans un contexte de changement climatique global. Nos investigations ont ciblé plus spécifiquement la Loire moyenne car, en tant que grande rivière de plaine, elle est particulièrement concernée par les problèmes liés aux stress multiples. En ce qui concerne le choix du compartiment biologique, la faune benthique a été sélectionnée pour son intérêt reconnu en bioévaluation des cours d'eau, notamment grâce à une grande diversité de réponses potentielles aux perturbations environnementales et à un certain nombre d'avantages méthodologiques.

Dans un premier temps, nous nous sommes appliqués à caractériser les modifications temporelles de dix paramètres abiotiques majeurs sur trois décennies (1977-2008). Nous avons notamment mis en évidence le réchauffement graduel de la Loire (c. +1,2°C en moyenne annuelle sur les trois décades), couplé à une réduction significative du débit moyen (c. -25%), les deux tendances étant exacerbées en période chaude (mai-août). Dans le même temps, alors que ces modifications étaient susceptibles de provoquer une augmentation du niveau trophique du fleuve, nous avons souligné l'existence d'un effet confondant de l'amélioration des traitements d'épuration (i.e. réduction des apports en phosphore), se traduisant principalement par la baisse des concentrations en phosphates et la limitation des organismes phytoplanctoniques.

Dans un second temps, nous nous sommes intéressés aux réponses structurelles et fonctionnelles long-terme (i.e. 30 ans) des invertébrés de la Loire à ces deux évolutions concomitantes majeures. En premier lieu, nous avons constaté que le réchauffement et, dans une moindre mesure, la réduction du débit sont impliqués dans la disparition ou le déclin progressif de taxons rhéophiles et psychrophiles (e.g. *Chloroperlidae*). En parallèle, ces modifications hydroclimatiques expliquent une majeure partie de l'apparition et de la colonisation de taxons limnophiles et thermophiles, comprenant certaines espèces invasives (e.g. *Corbicula sp.*). En termes de réponses fonctionnelles, ces changements s'illustrent par une évolution adaptative des profils de traits biologiques cohérente avec les prédictions *a priori* qu'il est possible de faire dans un cadre théorique. Par exemple, les organismes de petite taille sont favorisés par l'augmentation de la température, ceux de très grande taille par la réduction des forces de courant, et la reproduction ovovivipare par les perturbations hydroclimatiques de manière générale. Toutefois, cette dérive progressive vers un assemblage généraliste et polluo-tolérant est partiellement confondue par l'amélioration de la qualité d'eau, qui explique l'apparition de nouveaux taxons polluo-sensibles lors des dernières années (e.g. *Philopotamidae*). Bien qu'aucune résilience taxonomique ou fonctionnelle ne soit constatée, cette tendance se manifeste, *via* les traits biologiques, par un transfert probable des ressources trophiques depuis les organismes phytoplanctoniques vers des biofilms épibenthiques et des macrophytes.

Pour finir, nous avons exploré la variabilité spatiale multi-sites de ces tendances biotiques et abiotiques et montré que l'ensemble de ces résultats, qui corrobore déjà un certain nombre d'observations en Europe, constitue également un patron homogène le long de la Loire moyenne (sur près de 300 km) et entre différents hydrosystèmes (e.g. Loire, Seine, Meuse).

Mots clés : macroinvertébrés benthiques, grands cours d'eau, tendances long-terme, changements hydroclimatiques, stress multiples, facteurs confondants, structure taxonomique, traits biologiques, espèces invasives, multi-sites.

Evidence for climate change effects on biodiversity at global scale is now unequivocal. Among impaired ecosystems, running waters are particularly vulnerable to climate fluctuations. As such, a growing number of long-term studies is testifying a significant warming (i.e. earlier, longer heating and higher *maxima*) and a increasing seasonality in discharge regime (i.e. droughts and floods more frequent) of numerous rivers in the world, this trend being especially pronounced during the last three decades. Changes in aquatic community structure and composition are then considered as integrative signals of the ecological responses to these climate changes. Under certain circumstances, these signals can be also exacerbated, confounded or potentially obscured by other abiotic variations. Nonetheless, unraveling and quantifying the relative effects of multiple stressors is often complex, as illustrated by the few studies dealing with this issue.

Therefore, the aim of this PhD was to assess the relative effect of different drivers on long-term trends in benthic macroinvertebrate communities, in the context of global climate change. Our investigations were focused more precisely on the Middle Loire River since, as lowland large river, it is particularly concerned by the potential impact of multiple stressors. Regarding the choice of the biological model, benthic fauna has been selected according to its acknowledged interest in bio-assessment of running waters, especially thanks to a great diversity of potential responses to environmental disturbances and a number of methodological advantages.

First, we investigated the temporal changes of ten major abiotic parameters over three decades (1977-2008). We highlighted the gradual warming of the Loire River (c. +1.2°C in the mean annual temperature over the three decades), coupled with a significant drop in mean discharge (c. -25%), both trends being exacerbated during the warm period (May-August). In the same time, although these changes were expected to induce a rise in the trophic level of the river, we emphasized a confounding effect of the wastewater treatment improvement (i.e. phosphorus input reduction), leading mainly to a drop in phosphate concentrations and a phytoplankton limitation.

Second, we assessed the long-term structural and functional responses (i.e. over a 30-year period) of invertebrates of the Loire River to both major concomitant trends. On the one hand, we highlighted that water warming and to a lesser extent discharge reduction were significantly involved in the disappearance or decrease in rheophilic and psychrophilic taxa (e.g. Chloroperlidae). On the other hand, they explained also a major part of the appearance and increase of limnophilic and thermophilic taxa, including invasive species (e.g. *Corbicula sp.*). In terms of functional responses, these changes were illustrated by an adaptive evolution of the biological trait profiles in agreement with *a priori* predictions that is possible to make in a theoretical framework. For instance, the rising temperature favored organisms with small size, the release from action of flow favored those with very large size and both hydroclimatic disturbances favored ovoviviparous reproduction. However, this shift towards a generalist and pollution tolerant assemblage was partially confounded by improvement in water quality, explaining the settlement of new pollution-sensitive taxa during the last years (e.g. Philopotamidae). Although no taxonomic or functional resilience was observed, this trend was translated, *via* biological traits, into a probable transfer of trophic resources from phytoplankton to periphytic biofilms and macrophytes.

Finally, we explored the multi-site spatial variability of these biotic and abiotic trends and we showed that our results as a whole, which supported already a number of observations in Europe, exhibited also a strong homogeneous pattern along the Middle Loire River (on nearly 300 km) and among different hydrosystems (e.g. Loire, Seine, Meuse).

Keywords: benthic macroinvertebrates, large rivers, long-term trends, hydroclimatic changes, multiple stressors, confounding factors, taxonomic structure, biological traits, invasive species, multi-sites.

INTRODUCTION	12
---------------------------	-----------

CONTEXTE ET OBJECTIFS.....	26
-----------------------------------	-----------

CHAPITRE 1 : Description des principales caractéristiques du bassin versant de la Loire.....	32
---	-----------

I. Caractéristiques générales de la Loire	33
II. Géomorphologie et climat.....	37
III. Hydrologie et température.....	39
IV. Aménagements et usages anthropiques.....	43
V. Gestion et conservation de la biodiversité.....	46

CHAPITRE 2 : Evolution des conditions abiotiques en grande rivière : tendances environnementales long-terme et facteurs de forçage impliqués....	48
---	-----------

I. Données et méthodologie.....	51
A. Sites d'étude et données	51
B. Analyses statistiques.....	54
1. <i>Variations saisonnières</i>	<i>54</i>
2. <i>Tendances long-terme</i>	<i>54</i>
3. <i>Effets relatifs des facteurs de forçage</i>	<i>57</i>
II. Cycles saisonniers et relations entre facteurs	58
III. Tendances d'évolution long-terme du contexte environnemental	61
A. Facteurs hydroclimatiques.....	61
B. Paramètres de qualité d'eau.....	63
IV. Effets relatifs des facteurs de forçage : changements globaux vs locaux	65
A. Changements globaux et facteurs hydroclimatiques	65
B. Changements globaux et paramètres de qualité d'eau	68
C. Effets des changements locaux.....	69
V. Conclusion et perspectives	73

CHAPITRE 3 : Réponses structurelles des communautés de macroinvertébrés benthiques aux changements à long-terme des conditions abiotiques en grande rivière	76
--	-----------

I. Données et méthodologie.....	81
A. Sites d'étude et données	81
B. Analyses préliminaires	82
C. Analyses statistiques.....	84

1.	<i>Evolution de la communauté benthique</i>	84
2.	<i>Temps de réponse des invertébrés.....</i>	85
3.	<i>Contributions des facteurs abiotiques aux tendances biologiques</i>	85
II.	Tendances d'évolution à long-terme de la communauté d'invertébrés.....	86
A.	Evolution globale de la structure et de la composition de la communauté	86
B.	Variabilité taxonomique des patrons d'évolution.....	89
C.	Interprétation écologique des changements de la communauté	93
III.	Effets des changements environnementaux sur la communauté d'invertébrés... ..	95
A.	Tendances environnementales et temps de réponse des macroinvertébrés	95
B.	Contributions des facteurs de forçage aux modifications structurelles de la communauté : changements hydroclimatiques globaux.....	99
C.	Contributions des facteurs de forçage aux modifications structurelles de la communauté : effet confondant des changements locaux de qualité d'eau.....	105
D.	Quelques points de prudence.....	108
IV.	Conclusion et perspectives	109

CHAPITRE 4 : Réponses fonctionnelles des communautés de macroinvertébrés benthiques aux changements à long-terme des conditions abiotiques en grande rivière

I.	Données et méthodologie.....	117
A.	Sites d'étude et données	117
B.	Analyses statistique	118
1.	<i>Méthode de sélection du cortège de taxons représentatif de la communauté..</i>	<i>118</i>
2.	<i>Variabilité de la composition des traits vs. de la structure taxonomique</i>	<i>124</i>
3.	<i>Effet des variables abiotiques sur l'évolution temporelle de la structure fonctionnelle</i>	<i>127</i>
4.	<i>Prédictions a priori des réponses individuelles de traits aux variables abiotiques</i>	<i>127</i>
II.	Action des filtres environnementaux sur la composition fonctionnelle de la communauté d'invertébrés.....	128
A.	Influence des profils de traits sur l'évolution structurelle de la communauté.....	128
B.	Variabilité fonctionnelle de la communauté.....	130
C.	Stabilité long-terme des profils de traits sélectionnés par contrainte environnementale	131
III.	Filtres abiotiques et sources de variabilité de la composition des traits.....	134
A.	Effet des variables abiotiques sur l'évolution des profils de traits.....	134
B.	Prédictibilité des réponses individuelles des traits aux variations abiotiques	136
C.	Réponses fonctionnelles des invertébrés aux changements globaux vs. locaux ..	140
IV.	Conclusion et perspectives	146

CHAPITRE 5 : Variabilité spatiale des réponses des communautés de macroinvertébrés benthiques aux changements à long-terme des conditions abiotiques en grande rivière 150

I.	Données et méthodologie.....	154
A.	Comparaison « longitudinale ».....	154
1.	<i>Sites d'étude et données</i>	154
2.	<i>Elaboration des K-tableaux</i>	156
3.	<i>Analyses statistiques</i>	157
B.	Comparaison « inter-bassins ».....	159
1.	<i>Sites d'étude et données</i>	159
2.	<i>Elaboration des K-tableaux</i>	160
3.	<i>Analyses statistiques</i>	161
II.	Variabilité « longitudinale » des réponses des communautés d'invertébrés de la Loire moyenne	162
A.	Contextes environnementaux	162
B.	Réponses structurelles des invertébrés	165
C.	Réponses fonctionnelles des invertébrés	167
III.	Variabilité « inter-bassins » des réponses des communautés d'invertébrés de la Loire moyenne, de la Seine et de la Meuse.....	170
A.	Contextes environnementaux	170
B.	Réponses structurelles des invertébrés	172
C.	Réponses fonctionnelles des invertébrés	174
IV.	Variabilité spatiale des réponses des communautés d'invertébrés selon deux échelles comparatives.....	177
V.	Conclusion et perspectives	182

DISCUSSION.....	184
------------------------	------------

BIBLIOGRAPHIE	194
----------------------------	------------

ANNEXES	218
----------------------	------------

PUBLICATIONS.....	236
--------------------------	------------

Liste des figures

Figure 1 : Variations observées a) de la température moyenne à la surface du globe, b) du niveau moyen de la mer à l'échelle du globe, et c) de la couverture neigeuse dans l'hémisphère Nord en mars-avril. Tous les écarts sont calculés par rapport aux moyennes pour la période 1961-1990. Les courbes lissées représentent les moyennes décennales, les cercles les valeurs annuelles et les zones ombrées les intervalles d'incertitude. Source : IPCC, 2007.....	14
Figure 2 : Patron global des risques d'extinction des Vertébrés continentaux (terrestres et aquatiques, en marron) et marins (en bleu), fondé sur le nombre total d'espèces globalement menacées. Source : Hoffman <i>et al.</i> , 2010.....	15
Figure 3 : Exemple typique de courbe de performance thermique exprimant la performance relative d'un organisme ectotherme en fonction de sa température corporelle. T_o représente la température optimum qui maximise la performance. CT_{min} et CT_{max} correspondent respectivement aux températures critiques <i>minimum</i> et <i>maximum</i> entre lesquelles la performance est possible. Adapté de Angilletta <i>et al.</i> , 2002 et Chown <i>et al.</i> , 2010.	17
Figure 4 : Réponses biologiques potentielles au changement climatique conduisant à la modification de la structure et de la composition des communautés. Source : Hughes, 2000.....	19
Figure 5 : Effet relatif des principaux facteurs (ou « drivers ») de changements de la biodiversité. Source : Thuiller, 2007 ; adapté de Sala <i>et al.</i> , 2000.	20
Figure 6 : « Indice Planète Vivante » des espèces terrestres (en vert), d'eau douce (en bleu clair) et marines (en bleu foncé) entre 1970 et 2000. L'indice mesure l'ensemble des tendances de populations d'espèces sauvages à l'échelle du globe. Il est fixé à une valeur de 1 pour la première année (1970). Adapté de Loh & Wackernagel, 2004.	21
Figure 7 : Carte du bassin versant de la Loire.	34
Figure 8 : Principales connexions hydrographiques artificielles de la Loire au Rhône et à la Seine. ...	35
Figure 9 : Vue aérienne de la Loire à Tours (<i>crédit photo : 4 vents</i>).	36
Figure 10 : Les 3 entités de la Loire et exemples de morphologies fluviales associées : en haut à droite, les gorges de la haute Loire (<i>crédit photo : mézencloiresauvage</i>) ; en haut à gauche, un méandre sur la Loire moyenne (<i>crédit photo : J. Saillard, CEPA</i>) ; en bas à gauche, des bancs de sables sur la basse Loire (<i>crédit photo : S. Limoge</i>).	37
Figure 11 : Valeurs journalières moyennes de débit (courbe bleue ; calculées à Blois sur la période 1863-2011 ; données <i>Direction Régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement Centre</i>) et de température de l'eau (courbe rouge ; calculées à Dampierre-en-Burly sur la période 1977-2008 ; données <i>Electricité De France</i>).	39
Figure 12 : Lithographies de Louis Moullin représentant la crue de la Loire en 1856. En haut, les quais de Saumur inondés ; en bas, rupture d'une levée à la Chapelle sur Loire (<i>source : Archives départementales d'Indre-et-Loire</i>).	41
Figure 13 : Centrales nucléaires exploitées par EDF.	45
Figure 14 : Partie amont de la Loire moyenne et localisation des deux sites de mesure des paramètres abiotiques.....	51
Figure 15 : Relation entre température de l'eau à l'amont et à l'aval du CNPE de Dampierre (a = pente de la courbe).	52
Figure 16 : Exemple de décomposition d'une série temporelle (Te).	56

Figure 17 : Deux premières composantes de l'ACP réalisée sur les 12 variables abiotiques (84% d'inertie) : a) cercle des corrélations et b) individus sur le plan factoriel.....	58
Figure 18 : Limites de la nappe de Beauce.....	60
Figure 19 : Evolution des paramètres atmosphériques (Ta, Ptt) et hydroclimatiques (Te, Q) en période chaude entre 1977 et 2008 (courbes grises). Les tendances long-terme sont illustrées par un lissage loess utilisant une fenêtre de 30% des données (courbes noires).	62
Figure 20 : Evolution des paramètres de qualité d'eau en période chaude entre 1977 et 2008 (courbes grises). Les tendances long-terme sont illustrées par un lissage loess utilisant une fenêtre de 30% des données (courbes noires).....	64
Figure 21 : Relations a) linéaire et b) logistique entre les séries désaisonnalisées de température de l'eau (Te) et de température de l'air (Ta) en période chaude.	66
Figure 22 : Ecart entre débit moyen annuel et module à Blois sur la période 1863-2011 (courbe bleue ; données <i>DREAL Centre</i>). La période d'étude 1977-2008 est figurée par la flèche rouge. L'écart nul (ligne pointillée horizontale) correspond à la limite entre années hydrologiquement excédentaires (écart positif) et hydrologiquement déficitaires (écart négatif).....	67
Figure 23 : Relation entre débit moyen en période chaude et prélèvements annuels pour l'irrigation.	69
Figure 24 : a) Relation entre concentration moyenne annuelle en phosphates et nombre d'équivalents-habitants connectés au réseau d'assainissement. b) Relation en période chaude entre concentration moyenne en chlorophylle-a et concentration moyenne en P-PO ₄	71
Figure 25 : Localisation des stations de prélèvements des macroinvertébrés benthiques en amont et en aval de la centrale nucléaire de Dampierre (carte IGN 1/25000).	81
Figure 26 : Position des relevés effectués aux stations amont (vert) et aval (bleu) sur le plan d'une analyse factorielle des correspondances.	83
Figure 27 : Evolution long-terme de la richesse taxonomique globale (courbe noire) et saisonnière (barres d'erreur standard) à Dampierre.....	86
Figure 28 : Evolution long-terme des scores globaux (courbes noires) et saisonniers (barres d'erreur standard) sur les axes (a) CA1 et (b) CA2 définis par l'AFC du tableau d'abondances ln-transformées.	88
Figure 29 : Position des relevés sur le premier plan factoriel de l'AFC (CA1-CA2) et composition taxonomique des sept groupes d'invertébrés définis par classification.	90
Figure 30 : Evolution long-terme des abondances (ln-transformées) moyennes annuelles des sept groupes d'invertébrés. Les barres d'erreur représentent les variations saisonnières des abondances des groupes pour chaque année. Les tendances générales sont illustrées par les courbes de régression (polynôme du second degré) et les coefficients R ² associés.	91
Figure 31 : Illustrations des principaux taxons mentionnés dans le texte (<i>crédit photo : Perla DREAL Auvergne</i>).	92
Figure 32 : Réponse des invertébrés (représentée par la valeur de R ²) aux variables environnementales en fonction du nombre de jours précédant les dates d'échantillonnage (voir la partie I.C.2 pour les détails concernant les méthodes de calcul).	95
Figure 33 : Evolution long-terme des variables environnementales globales (courbes noires) et saisonnières (barres d'erreur standard) à Dampierre, calculées avec un décalage de 126 jours (voir partie I.C.2 pour la définition des variables X126).	98

Liste des figures

- Figure 34 : Relations individuelles entre certains taxons et différentes variables environnementales illustrées par des courbes de régression polynomiale (second degré) et les coefficients R^2 associés (les couleurs des courbes font référence à celles utilisées dans la Figure 29). 104
- Figure 35 : Trois idées majeures issues de l'écologie théorique et à l'origine de l'utilisation des traits biologiques en bio-évaluation (* Production/Biomasse). Adapté de Statzner & Bêche, 2010. 114
- Figure 36 : Box-plot des contributions des taxons représentatifs (R) et marginaux (M) au profil d'évolution temporel de la communauté sur le premier plan factoriel de l'AFC. Les graphiques représentent les valeurs médianes (barre horizontale), le premier et le troisième quartiles (rectangles) et la significativité de la comparaison des deux groupes (P ; obtenue par un test de Kruskal-Wallis avec correction de Bonferroni). 128
- Figure 37 : Représentation sur un même plan factoriel des trajectoires temporelles des scores moyens annuels issus d'une AFC réalisée sur l'ensemble de la communauté (carrés noirs, flèche noire) et d'une AFC réalisée uniquement sur le cortège de taxons représentatifs (cercles, flèche grise). Les symboles (carrés ou cercles) représentent les années entre 1979 et 2008, l'évolution chronologique globale des deux ordinations étant figurée par les flèches. 129
- Figure 38 : Scores des dates sur le premier (a) et sur le deuxième (b) axes de l'ACF des traits biologiques (variabilité = 0,06 ; $P < 0,001$) vs. ceux de l'AFC de la structure taxonomique (variabilité = 0,55 ; $P < 0,001$) ; scores des dates sur le premier (c) et sur le deuxième (d) axes de l'ACF des traits écologiques (variabilité = 0,02 ; $P < 0,001$) vs. ceux de l'AFC. 130
- Figure 39 : Evolution temporelle des modalités des huit traits biologiques (en fréquences relatives ; cercles) pour lesquelles des prédictions *a priori* sur les tendances long-terme ont été formulées (voir Annexe 8 pour l'évolution des autres modalités de traits biologiques). Les segments figurés sur les axes des abscisses représentent des périodes décennales. Les aires en gris correspondent aux tendances long-terme illustrées par les intervalles de confiance à 95% de modèles polynômiaux de degré 2. Pour chaque modalité, (+) indique une évolution similaire à celle attendue, (-) une évolution contraire et (0) l'absence d'évolution significative ($P > 0,05$), d'après les résultats des tests de tendance. 137
- Figure 40 : Localisation des sites de mesure des paramètres abiotiques et d'échantillonnage des invertébrés sur la Loire moyenne (en bas à gauche), sur la Seine (à droite) et sur la Meuse (en haut). 155
- Figure 41 : Interstructures issues des ATP réalisées (a) sur le K-tableaux « environnemental » complet et (b) sur le K-tableaux « environnemental » réduit aux 5 variables majeures. Les flèches représentent les écarts entre les quatre sites de la Loire (BEL = Belleville ; DAM = Dampierre ; SLT = St Laurent ; CHI = Chinon). 162
- Figure 42 : Ordination des variables (a et c) et des campagnes annuelles moyennes (b et d) des compromis sur le premier plan factoriel des ATP réalisées pour les quatre sites de la Loire, respectivement, sur le K-tableaux « environnemental » complet et sur le K-tableaux « environnemental » réduit. 164
- Figure 43 : Interstructure issue de l'ATP réalisée sur le K-tableaux « taxonomique ». Les flèches représentent les écarts entre les quatre sites de la Loire (BEL = Belleville ; DAM = Dampierre ; SLT = St Laurent ; CHI = Chinon). 165
- Figure 44 : Ordination des campagnes annuelles moyennes du compromis (courbe noire) sur le premier axe factoriel de l'ATP réalisée sur le K-tableaux « taxonomique » pour les quatre sites de la Loire (au milieu ; les barres d'erreur correspondent à l'écart type des quatre trajectoires individuelles). Les boxplots représentent la variabilité inter-sites des distributions d'abondance des 10 taxons les plus caractéristiques des années extrêmes (à gauche : les années les plus anciennes ; à droite : les années les plus récentes). 166

- Figure 45 : Interstructure issue de l'ATP réalisée sur le K-tableaux « traits ». Les flèches représentent les écarts entre les quatre sites de la Loire (BEL = Belleville ; DAM = Dampierre ; SLT = St Laurent ; CHI = Chinon). 167
- Figure 46 : Ordination des campagnes annuelles moyennes du compromis (courbe noire) sur le premier axe factoriel de l'ATP réalisée sur le K-tableaux « traits » pour les quatre sites de la Loire (en haut ; les barres d'erreur correspondent à l'écart type des quatre trajectoires individuelles). La distribution moyenne (sur une échelle proportionnelle) des scores des modalités est représentée pour chaque trait biologique (en bas). Le pourcentage entre parenthèse renseigne sur la contribution totale du trait à l'ordination du tableau compromis. 168
- Figure 47 : Interstructures issues des ATP réalisées (a) sur le K-tableaux « environnemental » complet et (b) sur le K-tableaux « environnemental » réduit aux 5 variables majeures. Les flèches représentent les écarts entre les sites des trois bassins respectifs. 170
- Figure 48 : Ordination des variables (a et c) et des campagnes annuelles moyennes (b et d) des compromis sur le premier plan factoriel des ATP réalisées pour les sites des trois bassins, respectivement, sur le K-tableaux « environnemental » complet et sur le K-tableaux « environnemental » réduit. 171
- Figure 49 : Interstructure issue de l'AFM réalisée sur le K-tableaux « taxonomique ». Les flèches représentent les écarts entre les sites des trois bassins respectifs. 172
- Figure 50 : Ordination des campagnes annuelles moyennes du compromis (courbe noire) sur le premier axe factoriel de l'AFM réalisée sur le K-tableaux « taxonomique » pour les sites des trois bassins (au milieu ; les barres d'erreur correspondent à l'écart type des trois trajectoires individuelles). Les boxplots représentent la variabilité inter-sites des distributions d'abondance des 10 taxons les plus caractéristiques des années extrêmes (à gauche : les années les plus anciennes ; à droite : les années les plus récentes). 173
- Figure 51 : Interstructure issue de l'ATP réalisée sur le K-tableaux « traits ». Les flèches représentent les écarts entre les sites des trois bassins respectifs. 174
- Figure 52 : Ordination des campagnes annuelles moyennes du compromis (courbe noire) sur le premier axe factoriel de l'ATP réalisée sur le K-tableaux « traits » pour les sites des trois bassins (en haut ; les barres d'erreur correspondent à l'écart type des trois trajectoires individuelles). La distribution moyenne (sur une échelle proportionnelle) des scores des modalités est représentée pour chaque trait biologique (en bas). Le pourcentage entre parenthèse renseigne sur la contribution totale du trait à l'ordination du tableau compromis. 176

Liste des tableaux

Tableau 1 : Principaux problèmes de qualité d'eau rencontrés à l'échelle globale dans les systèmes aquatiques continentaux. Source : MEA, 2005 ; adapté de Meybeck, 2003.	22
Tableau 2 : Principales caractéristiques de la Loire et de ses affluents majeurs.	35
Tableau 3 : Valeurs de débit (en m ³ /s) pour des crues de différentes fréquences de retour à Villerest (haute Loire), Blois (Loire moyenne) et Montjean (basse Loire) (<i>données DREAL Centre et Pays-de-Loire</i>).	40
Tableau 4 : Résultats du test de tendance appliqué aux séries désaisonnalisées complètes (Tous) et mensuelles (chaque mois) de température de l'eau (Te) et de débit (Q).	61
Tableau 5 : Résultats du test de tendance appliqué aux séries désaisonnalisées des paramètres atmosphériques (Ta, Ptt) et hydroclimatiques (Te, Q) en période chaude (mai-août).	62
Tableau 6 : Résultats du test de tendance appliqué aux séries désaisonnalisées des paramètres chimiques en période chaude (mai-août).	63
Tableau 7 : Résultats des modèles de température de l'eau (Te) et de débit (Q) : Nulle = variance nulle (variance du modèle nul), %Ta = pourcentage de variance expliqué par la température de l'air, %Ptt = pourcentage de variance expliqué par les précipitations, Résiduelle = variance résiduelle, %expliqué = pourcentage total de variance expliqué par le modèle, $F = F$ de Fisher, $P = p$ -value.	65
Tableau 8 : Résultats des modèles de paramètres de qualité d'eau : Nulle = variance nulle (variance du modèle nul), %Te = pourcentage de variance expliqué par la température de l'eau, %Q = pourcentage de variance expliqué par le débit, Résiduelle = variance résiduelle, %expliqué = pourcentage total de variance expliqué par le modèle, $F = F$ de Fisher, $P = p$ -value.	68
Tableau 9 : Parts d'inertie (pourcentages) du tableau faunistique apportées par les différents facteurs de variabilité, individuellement (diagonale) ou en interaction (reliquats = 11%).	82
Tableau 10 : Résultats des tests de tendance appliqués aux métriques taxonomiques (Tau = Tau de Kendall; $P = p$ -value; *** $P < 0,001$, ** $P < 0,01$, * $P < 0,05$, o $P > 0,05$).	87
Tableau 11 : Résultats des tests de tendance appliqués aux variables environnementales (Tau = Tau de Kendall; $P = p$ -value; *** $P < 0,001$, ** $P < 0,01$, * $P < 0,05$, o $P > 0,05$).	97
Tableau 12 : Contributions indépendantes et totales (indépendantes + jointes) des variables environnementales à la variance des métriques taxonomiques, d'après un partitionnement hiérarchique de variance (I = contribution indépendante (%); $P_i = p$ -value de I; $R^2 =$ contribution totale (%); $P = p$ -value de R^2 ; les prédictors dont la contribution est significative sont en gras).	100
Tableau 13 : Contributions indépendantes et totales (indépendantes + jointes) des variables environnementales à la variance des abondances moyennes des groupes, d'après un partitionnement hiérarchique de variance (I = contribution indépendante (%); $P_i = p$ -value de I; $R^2 =$ contribution totale (%); $P = p$ -value de R^2 ; les prédictors dont la contribution est significative sont en gras).	102
Tableau 14 : Description des huit traits biologiques utilisés dans cette étude (d'après Tachet <i>et al.</i> , 2006).	119
Tableau 15 : Hypothèses <i>a priori</i> sur les évolutions temporelles attendues de 32 modalités de traits (i.e. uniquement celles pour lesquelles des prédictions étaient possibles) et leurs justifications. ↗ indique une tendance prédite à la hausse et ↘ indique une tendance prédite à la baisse. Les justifications des hypothèses sont basées sur les observations ou les prédictions de (1) Townsend & Hildrew, 1994 ; (2) Williams, 1996 ; (3) Rawer-Jost <i>et al.</i> , 2000 ; (4)	

Archaimbault, 2003 ; (5) Statzner *et al.*, 2004 ; (6) Statzner *et al.*, 2005 ; (7) Bêche *et al.*, 2006 ; (8) Lecerf *et al.*, 2006 ; (9) Bêche & Resh, 2007 ; (10) Bonada *et al.*, 2007a ; (11) Bonada *et al.*, 2007b ; (12) Horrigan & Baird, 2008 ; (13) Mellado Díaz *et al.*, 2008 ; et (14) Townsend *et al.*, 2008. Le cas échéant, elles s'appuient uniquement sur nos observations issues des chapitres précédents (0). 125

Tableau 16 : Résultats des AFCVI réalisées sur les 8 traits biologiques et les 4 traits écologiques. F1 = inertie expliquée par le 1^{er} axe de l'analyse ; T126, Q126, N126, P126 et C126 = contributions relatives des variables instrumentales (respectivement la température, le débit et les concentrations en nitrates, phosphates et chlorophylle) à l'ordination du trait sur cet axe, calculées par partitionnement hiérarchique de variance ; R² = variabilité du trait expliquée par le modèle complet et *P* = significativité du modèle. 135

INTRODUCTION

« Le réchauffement du système climatique est sans équivoque. On note déjà, à l'échelle du globe, une hausse des températures moyennes de l'atmosphère et de l'océan, une fonte massive de la neige et de la glace et une élévation du niveau moyen de la mer ». Ce constat émane du dernier rapport d'évaluation du Groupe Intergouvernemental sur l'Evolution du Climat (GIEC) réalisé en 2007 (IPCC, 2007). Ces travaux, comme d'autres, soulignent également la plus grande probabilité d'occurrence et la plus forte sévérité des événements climatiques extrêmes (tempêtes, inondations, vagues de chaleur ou de froid, cyclones, sécheresses prolongées) qui touchent la planète, avec des conséquences écologiques et socio-économiques majeures (Décamps, 2010). Au sens de la définition donnée par le GIEC (voir encadré), ces évolutions du climat dans leur ensemble constituent des manifestations du changement climatique. Les conclusions du groupement d'experts, basées sur un grand nombre de jeux de données, montrent que ce changement s'est opéré tout au long du 20ème siècle, avec une forte accentuation lors des 30 dernières années, et se généralise à l'ensemble du globe, malgré des variations régionales pour certains paramètres (Figure 1 ; IPCC, 2007). Les observations du GIEC mettent également en évidence la perturbation d'une multitude de systèmes sous l'effet de l'évolution du climat. Un grand nombre de systèmes naturels à travers le monde, aussi bien physiques que biologiques, sont d'ores et déjà impactés par le changement climatique, et certains systèmes anthropisés peuvent également être touchés.

Définition du changement climatique

« Le changement climatique s'entend d'une variation de l'état du climat que l'on peut déceler (par exemple au moyen de tests statistiques) par des modifications de la moyenne et/ou de la variabilité de ses propriétés et qui persiste pendant une longue période, généralement pendant des décennies ou plus. Il se rapporte à tout changement du climat dans le temps, qu'il soit dû à la variabilité naturelle ou à l'activité humaine ».

Source : IPCC, 2007.

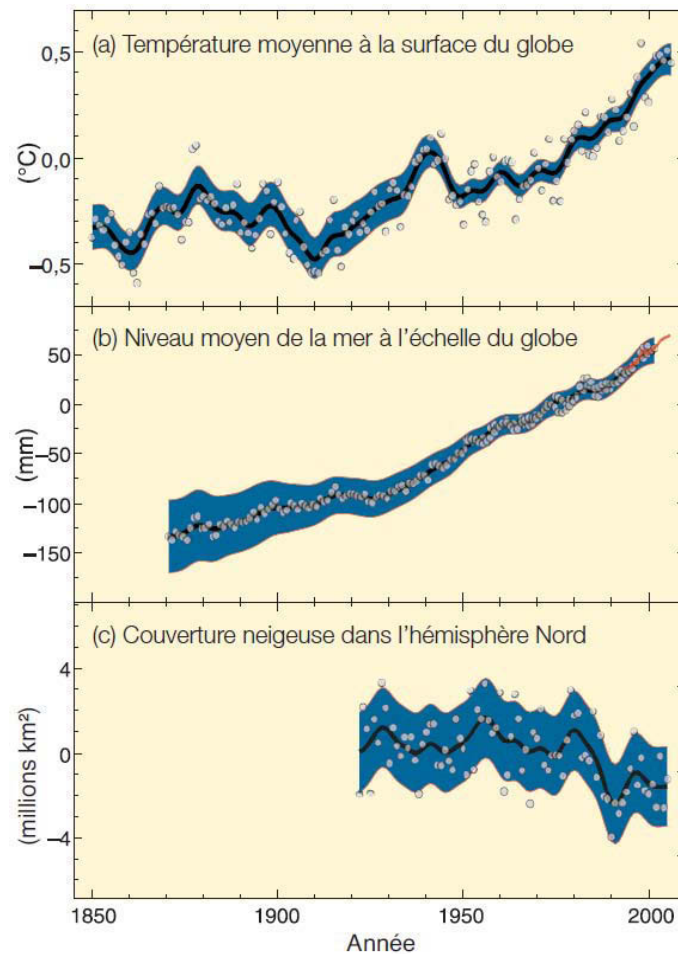


Figure 1 : Variations observées a) de la température moyenne à la surface du globe, b) du niveau moyen de la mer à l'échelle du globe, et c) de la couverture neigeuse dans l'hémisphère Nord en mars-avril. Tous les écarts sont calculés par rapport aux moyennes pour la période 1961-1990. Les courbes lissées représentent les moyennes décennales, les cercles les valeurs annuelles et les zones ombrées les intervalles d'incertitude. Source : IPCC, 2007.

En ce qui concerne les systèmes naturels biologiques, des exemples de plus en plus nombreux (Hughes, 2000 ; McCarty, 2001 ; Stenseth *et al.*, 2002 ; Walther *et al.*, 2002 ; Parmesan & Yohe, 2003 ; Root *et al.*, 2003 ; Thomas *et al.*, 2004 ; Wilson *et al.*, 2005 ; Harley *et al.*, 2006 ; Parmesan, 2006 ; Walther, 2010 ; Chen *et al.*, 2011) prouvent que les effets du changement climatique s'appliquent à l'ensemble des écosystèmes (océaniques et continentaux, terrestres et aquatiques) des différentes régions du globe et à une grande majorité des communautés animales et végétales qui y sont inféodées (e.g. Figure 2). Bien qu'elles opèrent à une échelle macroscopique, les réponses écologiques observées au sein des systèmes affectés par les modifications du climat suivent le principe de « fight-or-flight response » développé par Cannon (1929). Face au stress induit par le changement climatique, les individus ou les communautés ont deux possibilités : lutter contre l'agression environnementale (« fight response ») ou la fuir (« flight response »).

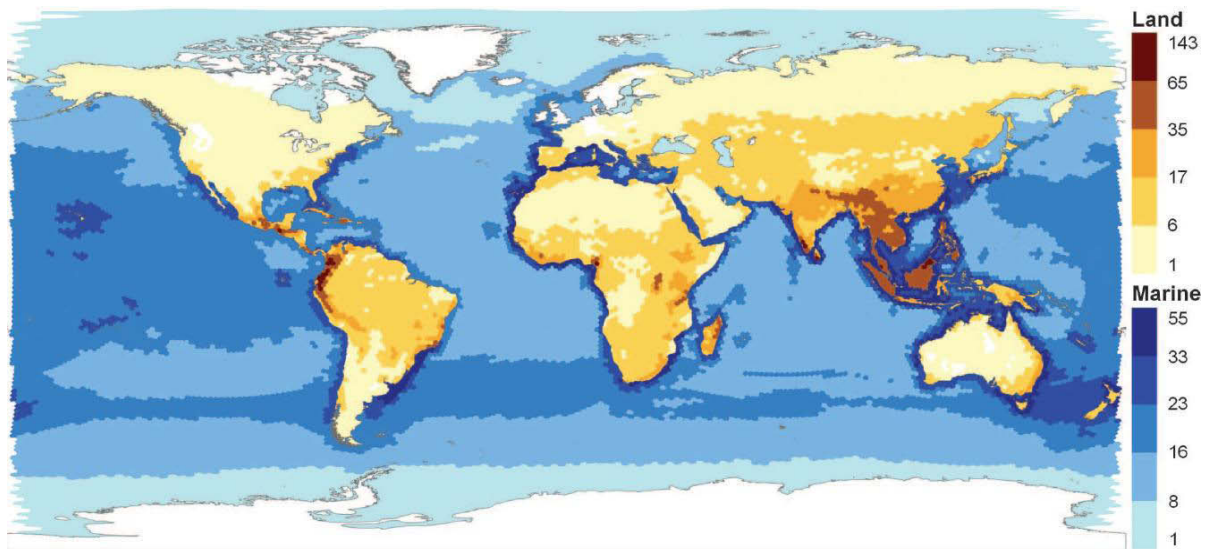


Figure 2 : Patron global des risques d’extinction des Vertébrés continentaux (terrestres et aquatiques, en marron) et marins (en bleu), fondé sur le nombre total d’espèces globalement menacées. Source : Hoffman *et al.*, 2010.

Dans le premier cas, l’adaptation des organismes aux nouvelles conditions du milieu constitue un moyen de lutter activement contre le stress. Des études récentes ont ainsi mis en évidence des modifications génétiques héréditaires en réponse au changement climatique chez des populations animales telles que des Mammifères, des Oiseaux ou des Insectes. Ces « microévolutions » permettent notamment aux populations de faire face à l’altération du timing d’évènements saisonniers en adaptant leurs cycles de développement, de reproduction, de dormance et/ou de migration (Bradshaw & Holzapfel, 2006). Par exemple, des travaux sur les *Drosophiles* ont montré que certains caractères génétiques (fréquences de différents allèles et d’inversions chromosomiques) de populations naturelles d’Europe, d’Amérique du Nord et d’Australie ont évolué vers des génotypes semblables à ceux de populations vivant plus au Sud (Rodríguez-Trelles & Rodríguez, 1998 ; Levitan, 2003 ; Umina *et al.*, 2005). Néanmoins, d’après les exemples recensés, ces évolutions génétiques ne se manifestent généralement qu’au sein d’espèces qui peuvent exprimer à une fréquence plus élevée un génotype « thermo-tolérant » déjà existant (Parmesan, 2006). De plus, ce type d’adaptation *in situ* favorise surtout les espèces avec des temps de génération courts et des taux de croissance de population rapides (Bradshaw & Holzapfel, 2006).

Lorsqu’ils ne sont pas capables de procéder à de tels remaniements génétiques, les organismes subissent directement les pressions qui s’exercent sur le milieu, avec des conséquences physiologiques plus ou moins sévères. Chez les végétaux, les effets sur la physiologie se mesurent essentiellement en termes de croissance et de productivité, en raison

d'un impact direct du réchauffement et de l'augmentation des concentrations en CO₂ atmosphérique sur la photosynthèse (Hughes, 2000). Chez les animaux, les organismes ectothermes comme les Insectes, les Poissons, les Reptiles et les Amphibiens sont majoritairement concernés en raison de leur faible capacité à réguler leur température corporelle. Les effets du changement climatique sur la physiologie de ces organismes se mesurent à différents niveaux d'organisation. A l'échelle cellulaire, les variations de température affectent notamment la stabilité des protéines et les propriétés membranaires (Hazel, 1995 ; Tomanek, 2008). A l'échelle de l'individu, les effets dépendent de la capacité physiologique de l'organisme et de sa tolérance aux changements environnementaux, ce qui se traduit par le concept de courbe de performance (Figure 3) : les organismes possèdent des gammes de conditions environnementales pour lesquelles leur performance est maximisée, ainsi que des seuils au-delà desquels leur performance chute, mettant en jeu des mécanismes de tolérance voire de survie (Angilletta *et al.*, 2002 ; Pörtner & Farrell, 2008 ; Chown *et al.*, 2010 ; Hofmann 2010). Dans le cas du changement climatique, la variable environnementale est généralement liée à la température (température ambiante moyenne, intervalle de temps entre événements thermiques extrêmes, taux de réchauffement) et conditionne différents facteurs de performance ou d'état de forme (« fitness ») de l'organisme tels que la croissance, la reproduction, les défenses immunitaires, l'alimentation, l'activité, les comportements ou la compétitivité (Pörtner & Farrell, 2008 ; Hofmann & Todgham, 2010). Ces courbes de performances et leurs variations spatio-temporelles permettent de comprendre la manière dont les variations physiologiques influencent la réponse des espèces au changement climatique (Buckley, 2008). Par exemple, des études récentes ont montré que les ectothermes vivant en milieu tropical pourraient être considérablement plus menacés par le réchauffement global que leurs homologues des milieux tempérés, contrairement à ce qui pouvait être admis jusque-là (Deutsch *et al.*, 2008 ; Huey *et al.*, 2009). En effet, les ectothermes tropicaux sont des organismes thermo-spécialistes, avec des capacités d'acclimatation limitées, car ils ont évolué dans des environnements thermiques relativement constants avec de faibles variations saisonnières. Ils vivent ainsi la plupart du temps sous des températures proches de leur température optimale de performance (Deutsch *et al.*, 2008). En contrepartie, ils présentent une faible « fenêtre » de tolérance thermique et bien qu'ils soient adaptés à des températures élevées en comparaison des espèces des milieux tempérés, ils sont aussi beaucoup plus vulnérables au moindre réchauffement du climat (Tewksbury *et al.*, 2008).

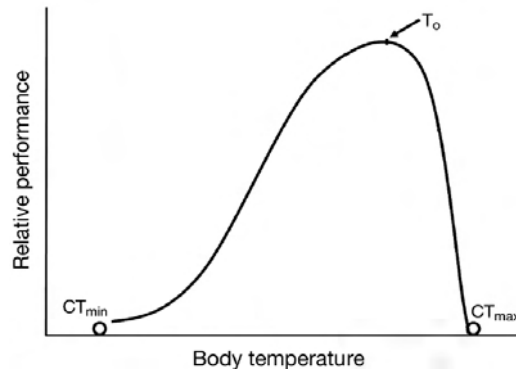


Figure 3 : Exemple typique de courbe de performance thermique exprimant la performance relative d'un organisme ectotherme en fonction de sa température corporelle. T_o représente la température optimum qui maximise la performance. CT_{min} et CT_{max} correspondent respectivement aux températures critiques *minimum* et *maximum* entre lesquelles la performance est possible. Adapté de Angilletta *et al.*, 2002 et Chown *et al.*, 2010.

Outre les effets physiologiques, la phénologie des organismes – le rythme saisonnier des événements de leurs cycles de vie – est susceptible d'être affectée par le changement climatique. De nombreuses études ont mis en évidence une apparition plus précoce des événements printaniers pour une grande variété d'espèces animales et végétales telles que des papillons (e.g. Roy & Sparks, 2000 ; Forister & Shapiro, 2003 ; Stefanescu *et al.*, 2003), des libellules (e.g. Richter *et al.*, 2008 ; Flenner *et al.*, 2010), des Amphibiens (e.g. Beebe, 1995 ; Gibbs & Breisch, 2001), des Oiseaux (e.g. Dunn & Winkler, 1999 ; Both *et al.*, 2004) et des végétaux ligneux, herbacés ou phytoplanctoniques (e.g. Bradley *et al.*, 1999 ; Fitter & Fitter, 2002 ; Williams & Abberton, 2004 ; Winder & Schindler, 2004 ; Chmielewski *et al.*, 2005). Les changements phénologiques printaniers les plus fréquents incluent des activités plus précoces de reproduction, de chant et de migration chez les Oiseaux, d'apparition chez les Papillons, de chant et de ponte chez les Amphibiens, de croissance et de floraison chez les plantes (Walther *et al.*, 2002). Récemment, des méta-analyses à l'échelle de l'Europe ou de l'hémisphère Nord ont ainsi mesuré un patron global d'avancement des événements printaniers de 2,3 à 2,5 jours par décennie, en réponse au réchauffement observé pour les mois précédant ces événements (Parmesan & Yohe, 2003 ; Root *et al.*, 2003 ; Menzel *et al.*, 2006 ; Parmesan, 2007). Certains changements phénologiques sont également observés en automne mais, contrairement au printemps, le profil global reste hétérogène, avec des effets opposés selon les espèces (Walther *et al.*, 2002). On note par exemple une coloration des feuilles plus tardive pour certaines plantes mais une maturité des fruits plus précoce pour d'autres (Menzel *et al.*, 2006). Par ailleurs, quels que soient les effets observés, les modifications de la phénologie constituent un impact majeur du changement climatique pour un grand nombre

d'espèces (Parmesan, 2006). En effet, la perturbation des cycles de vie peut avoir pour conséquence la rupture de la coordination temporelle d'interactions biotiques cruciales telles que les relations proie-prédateur, hôte-parasite ou de pollinisation (Visser & Both, 2005 ; Winder & Schindler, 2004 ; Both *et al.*, 2009 ; Saino *et al.*, 2009 ; Wedekind & Kueng, 2010).

Enfin, la dernière alternative face à une agression, et plus particulièrement face aux effets du changement climatique, consiste à quitter l'environnement responsable du stress pour un milieu plus « accueillant ». Les conséquences d'une telle réponse écologique se répercutent sur la distribution spatiale des organismes, avec des déplacements d'ampleurs variables. En effet, les espèces se distribuent selon des zones de conditions environnementales favorables, le plus souvent à travers des seuils spécifiques de tolérance à la température et aux précipitations. Le réchauffement global tend à modifier la répartition spatiale de ces « enveloppes climatiques » et, dans la mesure où leur capacité de dispersion et la disponibilité des ressources le leur permettent, les organismes modifient leur distribution pour suivre ces déplacements (Walther *et al.*, 2002). De nombreuses études révèlent ainsi un patron global d'évolution des aires de répartition vers les pôles ou vers des altitudes plus élevées pour une large variété de taxons et de zones géographiques (Hughes, 2000 ; McCarty, 2001 ; Walther *et al.*, 2002 ; Parmesan & Yohe, 2003 ; Root *et al.*, 2003 ; Hickling *et al.*, 2006). C'est le cas notamment d'un certain nombre d'espèces d'Insectes, en particulier les papillons et les libellules (e.g. Parmesan *et al.*, 1999 ; Warren *et al.*, 2001 ; Hill *et al.*, 2002 ; Hickling *et al.*, 2005 ; Wilson *et al.*, 2005), d'Oiseaux (e.g. Thomas & Lennon, 1999 ; Jiguet *et al.*, 2007 ; Devictor *et al.*, 2008), de zooplancton (e.g. Beaugrand *et al.*, 2002 ; Beaugrand *et al.*, 2009), de Poissons (e.g. Perry *et al.*, 2005), de Mammifères (e.g. Moritz *et al.*, 2008) et de végétaux terrestres (e.g. Lenoir *et al.*, 2008 ; Parolo & Rossi, 2008 ; le Roux & McGeoch, 2008). Une méta-analyse récente, par exemple, a pu estimer que la distribution de nombreux organismes terrestres a récemment évolué vers des altitudes et des latitudes plus élevées aux rythmes moyens respectifs de 11,0 m et 16,9 km par décennie (Chen *et al.*, 2011). Le risque écologique majeur de ces changements de distribution des espèces concerne la contraction de leurs aires de répartition, associée principalement à l'existence de barrières géographiques ou de capacités de dispersion trop faibles, et pouvant conduire à l'extinction de certaines populations (Walther *et al.*, 2002 ; Parmesan, 2006). Logiquement, les espèces endémiques des zones polaires (Wilson *et al.*, 2001 ; Derocher *et al.*, 2004) et de haute-montagne (Pounds *et al.*, 1999 ; Wilson *et al.*, 2005) sont les plus menacées par le risque d'extinction. Néanmoins, la projection d'ici à 2050 des aires de distribution de nombreux taxons de zones

géographiques différentes, en lien avec la modification future des « enveloppes climatiques », prévoit la disparition de 18 à 35% de ces espèces (Thomas *et al.*, 2004). A l'inverse, le changement climatique peut ouvrir des frontières pour la colonisation voire l'invasion par des espèces non-natives depuis les zones voisines, d'autant plus favorisées que l'extinction des espèces natives augmente (Hughes, 2000 ; Walther *et al.*, 2002 ; Rahel & Olden, 2008). De plus, la colonisation par les espèces provenant de latitudes et altitudes basses est souvent plus rapide que le déplacement des espèces natives vers des latitudes et altitudes plus élevées, conduisant à des changements de distribution asymétriques et une augmentation (temporaire) de la richesse spécifique de la communauté (Walther *et al.*, 2002).

Bien entendu, les réponses écologiques des organismes à l'évolution du climat au sein des systèmes naturels biologiques ne se font pas selon une seule modalité ni de manière invariable. L'ensemble des réactions physiologiques, phénologiques, génétiques et comportementales décrites précédemment font l'objet d'interactions complexes et conduisent finalement à des changements dans la structure et la composition des communautés selon le schéma proposé par Hughes (2000 ; Figure 4). C'est pourquoi je me suis intéressé plus particulièrement dans cette thèse à l'évolution structurale et fonctionnelle des communautés en tant que signal intégrateur de l'ensemble des perturbations écologiques potentiellement provoquées par le changement climatique.

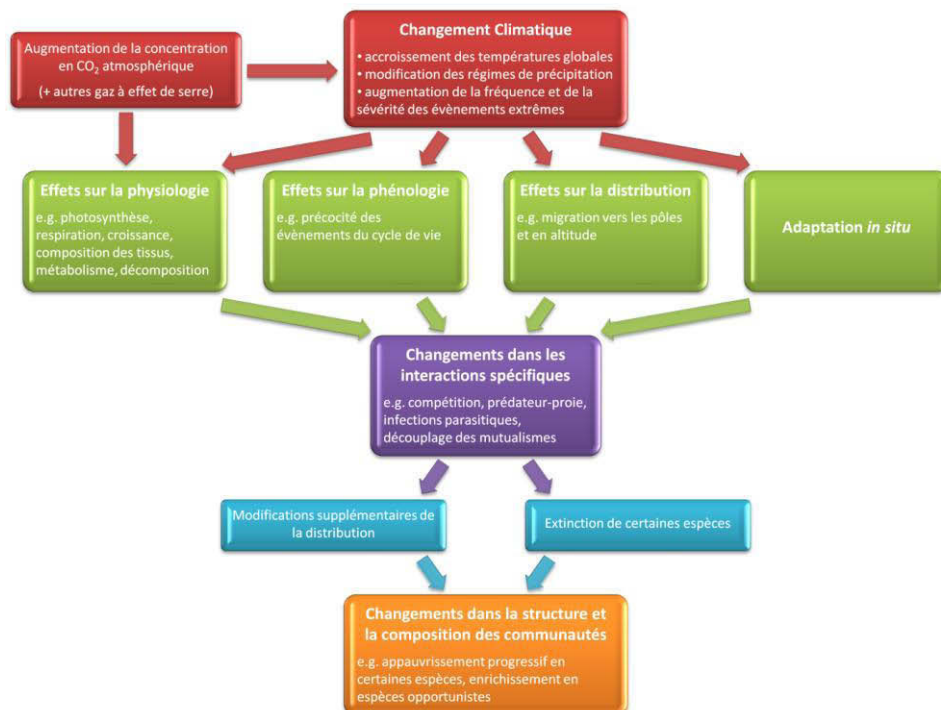


Figure 4 : Réponses biologiques potentielles au changement climatique conduisant à la modification de la structure et de la composition des communautés. Source : Hughes, 2000.

D'autre part, les modifications du climat ne constituent qu'une partie des changements globaux (voir encadré) auxquels les écosystèmes doivent faire face. D'après le rapport du Millenium Ecosystem Assessment (MEA, 2005), les principaux facteurs responsables de perturbations majeures de la biodiversité à l'échelle du globe sont la modification, la réduction et la dégradation des habitats, l'invasion d'espèces exotiques, l'introduction de pathogènes, la surexploitation des ressources et le changement climatique. De même, une étude de Sala *et al.* (2000), issue des résultats d'une méta-analyse, considère que les 5 « drivers » majeurs responsables de changements globaux de la biodiversité sont, par ordre décroissant d'importance, l'usage des sols, le climat, les rejets d'azote, les interactions biotiques et le CO₂ atmosphérique (Figure 5).

Définition du changement global

« Tout changement de l'environnement global (incluant les altérations du climat, de la productivité des terres, des océans ou des autres ressources en eau, de la composition chimique atmosphère, et des systèmes écologiques) qui peut altérer la capacité de la Terre à maintenir la vie ».

Source : U.S. Global Change Research Act, 1990.

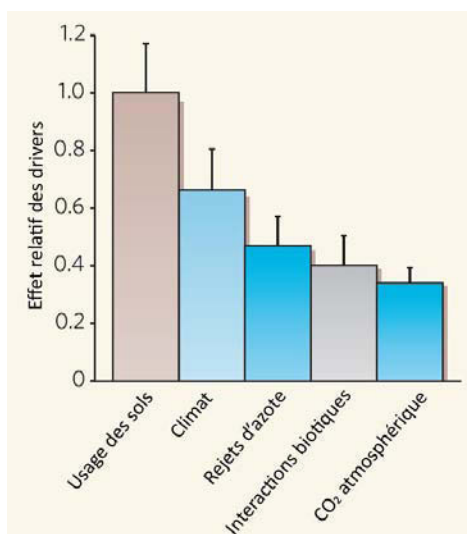


Figure 5 : Effet relatif des principaux facteurs (ou « drivers ») de changements de la biodiversité. Source : Thuiller, 2007 ; adapté de Sala *et al.*, 2000.

Dans ce contexte de perturbations environnementales plurifactorielles, les écosystèmes réagissent différemment aux pressions et plusieurs études ont montré que les écosystèmes aquatiques continentaux sont les plus vulnérables aux changements globaux (Figure 6 ; Ricciardi & Rasmussen, 1999 ; Sala *et al.*, 2000 ; Loh & Wackernagel, 2004 ; Revenga *et al.*, 2005 ; Dudgeon *et al.*, 2006 ; Heino *et al.*, 2009).

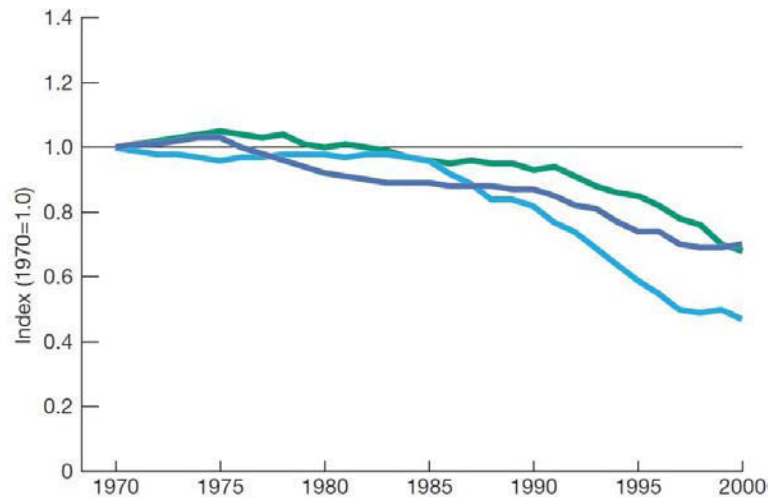


Figure 6 : « Indice Planète Vivante » des espèces terrestres (en vert), d’eau douce (en bleu clair) et marines (en bleu foncé) entre 1970 et 2000. L’indice mesure l’ensemble des tendances de populations d’espèces sauvages à l’échelle du globe. Il est fixé à une valeur de 1 pour la première année (1970). Adapté de Loh & Wackernagel, 2004.

D’après Sala *et al.* (2000), les 3 principaux facteurs de dégradation de ces écosystèmes sont l’usage des sols, le climat et les échanges biotiques. Si les milieux lotiques sont touchés majoritairement par les invasions d’espèces exotiques, les milieux lenticles constituent les écosystèmes les plus sensibles au changement climatique – à travers l’augmentation de la température et la modification du cycle de l’eau – et aux usages liés aux activités humaines – majoritairement concentrées le long des cours d’eau – à l’échelle du globe (Poff *et al.*, 1997 ; Sala *et al.*, 2000 ; Allan *et al.*, 2004 ; Allan *et al.*, 2005). Outre ces 3 facteurs, une multitude de pressions s’exerce sur ces milieux et accentue encore leur sensibilité : perturbations physiques et modifications des régimes hydrologiques (assèchement des zones humides et irrigation pour l’agriculture, captages d’eau potable, barrages et digues pour la régulation des débits, la production d’électricité, la navigation et la récréation, connexions et transferts d’eau entre bassins), exploitation des ressources vivantes (pêche et aquaculture), pollutions multiples (rejets chimiques urbains et industriels, pesticides ; e.g. Tableau 1) et eutrophisation (MEA, 2005). De plus, au-delà du simple cumul des effets individuels, l’ensemble de ces facteurs de perturbation peut interagir de manière synergique et exacerber les impacts écologiques sur la biodiversité aquatique (Carpenter *et al.*, 1992 ; Meyer *et al.*, 1999 ; Allan *et al.*, 2004 ; Allan *et al.*, 2005 ; Dudgeon *et al.*, 2006 ; Heino *et al.*, 2009).

Tableau 1 : Principaux problèmes de qualité d'eau rencontrés à l'échelle globale dans les systèmes aquatiques continentaux. Source : MEA, 2005 ; adapté de Meybeck, 2003.

	Rivières	Lacs	Réservoirs	Eaux souterraines
Pathogènes	•••	•	•	••
Suspensions solides	••	na	•	na
Matières organiques décomposables	•••	•	••	•
Eutrophisation	•	••	•••	na
Nitrates	•	0	0	•••
Salinisation	•	0	•	•••
Éléments traces métalliques	••	••	••	••
Micropolluants organiques	•••	••	••	•••
Acidification	•	•	••	0

••• détérioration sévère ou globale observée
 •• détérioration importante
 • détérioration occasionnelle ou régionale
 0 détérioration rare
 na données non disponibles

Dans ces circonstances, les écosystèmes inféodés aux grands cours d'eau sont potentiellement parmi les plus exposés aux changements globaux et à leurs interactions. Etant donné que ces milieux constituent généralement des zones sujettes à de fortes pressions anthropiques et qu'ils drainent les eaux des bassins amont, ils intègrent à la fois les impacts directs exercés sur le bassin alluvial et ceux qui se répercutent depuis les têtes de bassins (voir par exemple Tockner *et al.*, 2010). Le défi qui se pose alors aux scientifiques et aux gestionnaires est de réussir à distinguer et quantifier les effets relatifs des stress multiples sur ces écosystèmes aquatiques (Downes, 2010 ; Ormerod *et al.*, 2010). Il s'agit d'une tâche d'autant plus difficile que les facteurs de stress qui s'exercent sur les milieux d'eau douce opèrent à des échelles de temps et d'espace variables (Heathwaite, 2010 ; Smol, 2010), interagissent le plus souvent entre eux selon divers processus (Downes, 2010 ; Fausch *et al.*, 2010 ; Strayer, 2010) et engendrent des réponses écologiques complexes, souvent non-linéaires et difficilement prévisibles, et parfois inattendues (Davis *et al.*, 2010). Ces difficultés expliquent probablement pourquoi peu d'études ont jusqu'ici été diligentées afin de traiter spécifiquement le « problème » des stress multiples sur les écosystèmes d'eau douce (Ormerod *et al.*, 2010). Or, l'identification du ou des facteur(s) majoritairement limitant(s) pour le bon fonctionnement des écosystèmes constitue notamment une étape préalable de diagnostic indispensable pour guider les actions de gestion, sous peine de voir échouer, de

manière quasi-inévitable, les programmes (souvent coûteux) de conservation et de restauration (Bunn *et al.*, 2010 ; Davis *et al.*, 2010 ; Grantham *et al.*, 2010 ; Hart & Calhoun, 2010 ; Heathwaite, 2010 ; Palmer *et al.*, 2010 ; Strayer, 2010). C'est pourquoi mon travail de thèse cible spécifiquement les écosystèmes lotiques particuliers que sont les grands cours d'eau, et s'intéresse à la problématique associée des stress multiples.

En outre, par définition, les changements englobent le temps qui passe et ceux qui touchent les écosystèmes se déroulent le plus souvent de manière lente et subtile, nécessitant de longues durées d'observation pour être mesurés (Janzen, 2009). Carpenter (2002) évoque ainsi la notion de « long now » selon laquelle l'état présent d'un écosystème inclue les influences écologiques des états passés et les conséquences écologiques sur les états futurs. Les séries de données long-terme sont donc indispensables pour évaluer l'importance et la direction des changements des écosystèmes, distinguer les grandes tendances directrices de la variabilité à court-terme, détecter les effets des événements extrêmes rares et déterminer les temps de réponses écologiques (Peters, 2010). Il y a déjà une vingtaine d'années, Magnuson (1990) énonçait le concept de « présent invisible » et soulignait l'intérêt d'un programme de « Recherche Ecologique Long-Terme » (LTER en anglais) dans la mise en évidence de réponses écologiques masquées par des échelles de temps trop restreintes. Depuis, de grandes quantités de données ont été accumulées pour l'étude des changements temporels des écosystèmes en réponse aux modifications des conditions environnementales, et l'importance des approches long-terme dans l'acquisition de connaissances en écologie apparaît de plus en plus évidente (Janzen, 2009). Ce constat est d'autant plus valable que les phénomènes de changements globaux qui nous intéressent ici opèrent à des échelles de temps et d'espaces particulièrement larges.

L'ensemble des critères développés jusque-là a finalement conduit à orienter mon travail vers l'analyse des effets long-terme des changements globaux sur les tendances écologiques observées sur la structure et la fonction des communautés en grands cours d'eau. Afin d'alimenter ce sujet d'investigation, le choix du compartiment cible s'est porté sur les communautés de macroinvertébrés benthiques. En effet, ce groupe biologique occupe une position fondamentale au sein des réseaux trophiques aquatiques, plus particulièrement en milieu lotique, et joue un rôle écologique primordial au sein de ces écosystèmes (Resh, 2008). Les invertébrés benthiques se caractérisent également par une forte richesse taxonomique et une importante variabilité de profils écologiques au sein des communautés, qui induisent une grande diversité de réponses potentielles aux perturbations environnementales (Usseglio-Polatera *et al.*, 2000 ; Bonada *et al.*, 2006 ; Statzner & Bêche, 2010). En outre, la mobilité relativement réduite de ces organismes (hormis les phénomènes de dérive et de colonisation) implique nécessairement l'intégration des conditions mésologiques qui s'exercent de manière effective au niveau local (Resh, 2008). En parallèle, la large répartition des macroinvertébrés benthiques permet également de vérifier l'existence de changements globaux à des échelles spatiales variables, ouvrant des perspectives quant à la comparaison des réponses écologiques de différents hydrosystèmes (Bonada *et al.*, 2007 ; Hering *et al.*, 2009). De plus, les temps de générations sont généralement suffisamment longs pour pouvoir suivre les changements des communautés sur le long-terme (DeWalt *et al.*, 2005). Par ailleurs, la faune benthique est reconnue pour présenter un certain nombre d'avantages méthodologiques et techniques qui permettent la mise en place de suivis réguliers, peu contraignants et à coûts réduits (Carter & Resh, 2001 ; Resh, 2007). Par conséquent, la réunion de ces différentes caractéristiques définit les macroinvertébrés comme un outil pertinent et performant pour l'évaluation de la qualité biologique des cours d'eau et l'identification des différents facteurs de perturbation des milieux, intégrable à différentes échelles spatio-temporelles (Usseglio-Polatera & Beisel, 2002 ; Resh, 2008 ; Hering *et al.*, 2009 ; Statzner & Bêche, 2010).

CONTEXTE ET OBJECTIFS



Le travail présenté ici s'inscrit dans le cadre d'un programme de recherche pluriannuel (2008-2012) élaboré en partenariat entre EDF R&D et l'Irstea et visant à mieux caractériser le rôle de la température dans le fonctionnement des écosystèmes aquatiques fluviaux (Delattre & Souchon, 2008). Ce programme se décline selon les 5 grands axes d'investigation complémentaires, de complexité croissante, qui suivent :

- 1) l'actualisation des connaissances sur les préférences et les tolérances thermiques des espèces piscicoles principales,
- 2) les recherches *in situ* sur le comportement des espèces de poissons en présence de contrastes thermiques (écologie comportementale),
- 3) l'approfondissement des relations de distribution géographique des espèces aquatiques par une exploitation ciblée des données large échelle de monitoring, en insistant sur la qualité de la donnée température de l'eau mesurée ou modélisée,
- 4) le maintien et l'exploitation poussée de séries long-terme, en recherchant les relations physique/thermie/chimie *versus* biologie,
- 5) l'amplification de recherches sur le métabolisme des systèmes aquatiques, en particulier les compartiments bactériens, algaux et benthiques à la base des édifices trophiques.

La mise en place de ce programme de recherche répond à l'instauration d'un nouveau contexte réglementaire au niveau européen, la Directive Cadre sur l'Eau (DCE), et à la canicule de 2003 qui ont contribué conjointement à remettre sur le devant de la scène la question des autorisations de rejets thermiques, qui faisaient l'actualité des années 1970. Les suivis existants au droit de chaque centre nucléaire de production d'électricité (CNPE) sont alors très utiles pour comprendre les évolutions faunistiques et floristiques constatées et tenter de les relier à la fois aux facteurs généraux caractérisant les fleuves récepteurs et aux impacts plus localisés des installations industrielles (e.g. Roger *et al.*, 1991 ; Ginot *et al.*, 1996 ; Khalanski & Gras, 1996 ; Lair *et al.*, 1996 ; Fruget *et al.*, 1999 ; Fruget *et al.*, 2001 ; Daufresne *et al.*, 2004 ; Khalanski *et al.*, 2008).

La thèse s'intègre à l'axe 4 du programme et vise à approfondir l'état des connaissances sur l'évolution temporelle des communautés aquatiques et des déterminismes environnementaux impliqués, à partir de données long-terme de suivis hydrobiologiques réalisés à proximité de sites EDF. Comme mentionné dans l'introduction, ce travail cible plus particulièrement les grands cours d'eau, soumis à un panel varié de pressions naturelles et anthropiques, et le groupe biologique des macroinvertébrés benthiques, qui présente *a priori* des stratégies vitales suffisamment diverses pour pouvoir déceler des réponses écologiques temporelles aux différents facteurs de forçages. Les objectifs principaux sont i) d'améliorer la compréhension des modifications long-terme des communautés d'invertébrés aquatiques, notamment par l'identification des taxons menacés et/ou disparus, l'observation des arrivées d'espèces, potentiellement invasives, l'analyse des variations des profils écologiques, le repérage d'éventuels phénomènes cycliques, la quantification des facultés de résistance et de résilience des communautés ; ii) de déterminer les tendances environnementales responsables des changements écologiques observés et d'évaluer l'importance relative des changements globaux *versus* locaux et des forçages naturels *versus* anthropiques, en ciblant plus particulièrement la part de « responsabilité » imputable au facteur température ; iii) d'étudier la variabilité spatiale des réponses écologiques aux changements environnementaux, en vérifiant si des profils communs de modifications structurelles et/ou fonctionnelles se dégagent de différentes communautés d'invertébrés soumises à des pressions de même nature et de même ampleur.

D'un point de vue plus appliqué, pour l'industriel partenaire, il est important de dépasser le stade actuel de vérification de conformité aux prescriptions réglementaires en vigueur, et de se donner les moyens de rassembler des éléments objectifs qui lui permettront de mieux faire face au futur changement climatique et aux réglementations à venir.

Afin de présenter les éléments qui répondent à ces différents objectifs, le manuscrit se structure en 4 chapitres s'intéressant à l'exemple de la Loire moyenne, auxquels s'ajoute un chapitre supplémentaire traitant des questions de variabilité spatiale à différentes échelles. Le premier chapitre présente les caractéristiques générales du bassin de la Loire : hydrologie, climat, géologie, activités humaines. Le second chapitre s'intéresse à l'évolution long-terme du contexte environnemental de la Loire moyenne et aux facteurs de forçages locaux et globaux responsables des tendances hydroclimatiques et de qualité d'eau. Le troisième chapitre vise à évaluer les réponses structurelles long-terme des communautés de macroinvertébrés benthiques aux changements abiotiques constatés. Le quatrième chapitre complète ces investigations par une approche fonctionnelle des tendances d'évolution de la composition des assemblages à partir des traits biologiques et écologiques des espèces. Le dernier chapitre explore ensuite la variabilité des patrons de changements biotiques et abiotiques mis en évidence selon deux échelles spatiales (longitudinale et multi-bassins). Enfin, le manuscrit se termine par une discussion générale qui synthétise les principaux résultats issus des chapitres précédents et présente les perspectives de recherche qui en émergent.

Par ailleurs, les travaux développés au cours de cette thèse ont conduit à la publication de deux articles scientifiques qui sont présentés à la fin du manuscrit. L'article publié dans *Science of the Total Environment* fait directement référence au chapitre 2 et celui publié dans *Global Change Biology* au chapitre 3. Des projets d'articles concernant les chapitres 4 et 5 sont également en cours de réflexion. Pour finir, le dernier chapitre a fait l'objet d'une étude préalable menée par Pierre Furgoni dans le cadre de son stage de fin d'études.

**Description des principales caractéristiques
du bassin versant de la Loire**

L'ensemble des travaux exposés dans les chapitres 2 à 4 du présent manuscrit repose sur des données décrivant les évolutions environnementales (naturelles et anthropiques) et écologiques du bassin de la Loire, et plus particulièrement du secteur de la Loire moyenne. Ce premier chapitre est donc dédié à la présentation générale du fleuve Loire, et des spécificités des différentes entités géographiques qui le composent (dont la Loire moyenne), à travers la description des principales caractéristiques de géomorphologie et de climat, d'hydrologie et de température, des principaux aménagements et usages liés aux activités humaines, ainsi que de certaines zones d'intérêt majeur en termes de biodiversité (voir Oudin *et al.*, 2009 pour une présentation plus détaillée).

I. Caractéristiques générales de la Loire

Avec ses 1012 km, la Loire est le plus long fleuve de France et parmi les plus longs en Europe (Figure 7). Elle prend sa source en Ardèche (07) au Mont Gerbier-de-Jonc, à 1408 m d'altitude, pour se jeter dans l'Atlantique au niveau de Saint-Nazaire (44). Le bassin versant, qui draine plus de 40000 km de cours d'eau, représente une superficie totale d'environ 117000 km², soit plus de 20% de la superficie de la France. L'affluent le plus important de la Loire est l'Allier (Tableau 2), qui double le débit du fleuve après la confluence des deux cours d'eau au niveau du « Bec d'Allier » (en aval de la ville de Nevers, rive gauche). La Loire parcourt ensuite plus de 300 km avant de recevoir les apports de 4 tributaires majeurs sur seulement 100 km, doublant à nouveau le débit du fleuve. Le Cher, l'Indre puis la Vienne rejoignent la Loire en rive gauche depuis la partie Ouest du Massif Central (Tableau 2). Le quatrième affluent, la Maine, issue de la jonction entre la Mayenne et la Sarthe, rejoint ensuite la Loire en rive droite, à proximité de la ville d'Angers, depuis le Massif Armoricaire (Tableau 2). Par ailleurs, plusieurs canaux construits pour les besoins de la navigation ont ouvert des connexions entre la Loire et les grands bassins hydrographiques du Rhône, *via* la Saône (canaux du Nivernais et de Bourgogne; Figure 8), et de la Seine (canaux du Loing, d'Orléans et de Briare ; Figure 8).

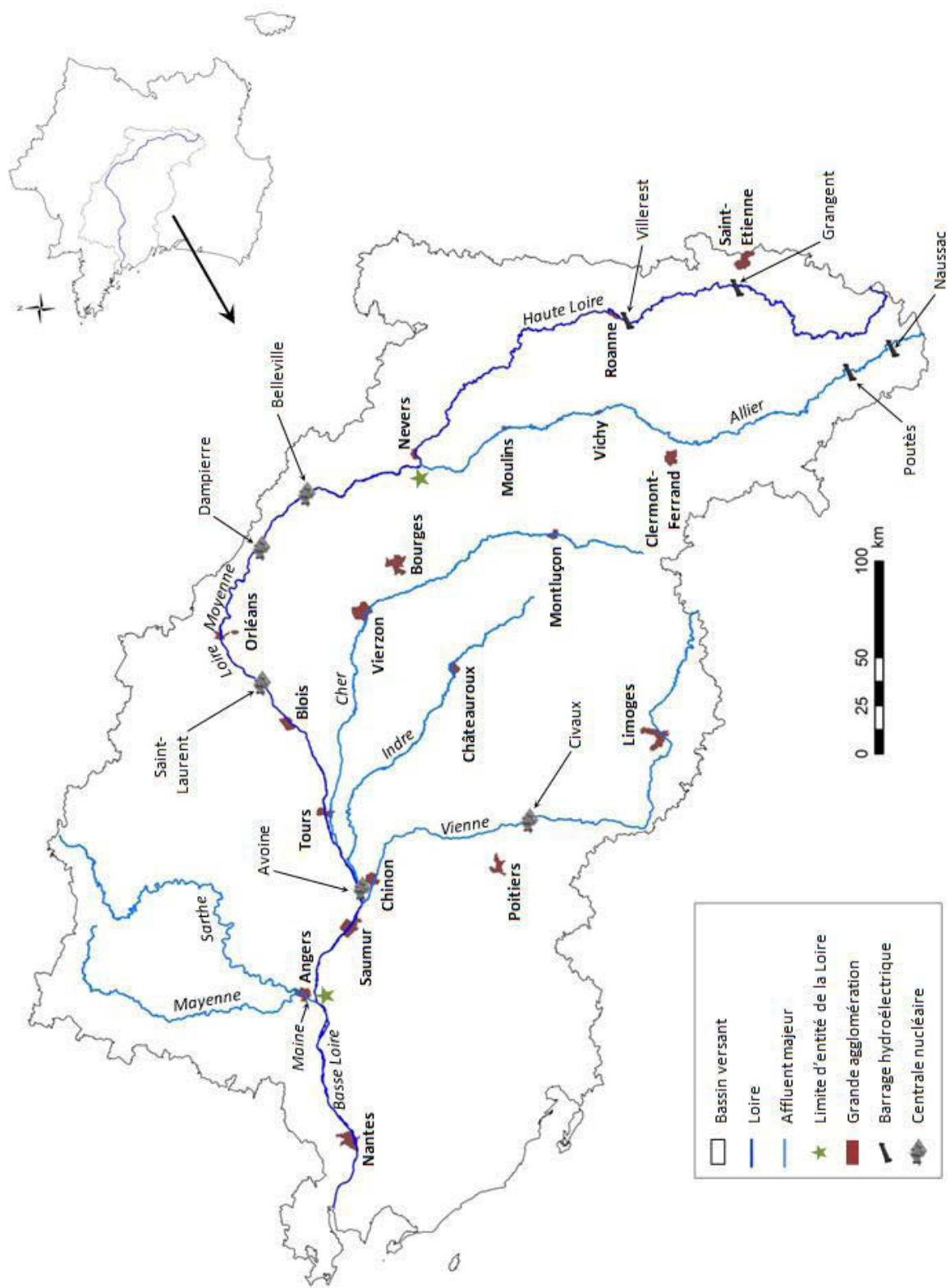


Figure 7 : Carte du bassin versant de la Loire.

Tableau 2 : Principales caractéristiques de la Loire et de ses affluents majeurs.

Rivière	Altitude à la source (m)	Département	Longueur totale (km)	Bassin versant (km ²)
Loire	1408	Ardèche (07)	1012	117 010
Allier	1440	Lozère (48)	421	14310
Cher	700	Creuse (23)	367	13920
Indre	410	Cher (18)	279	3460
Vienne	859	Corrèze (19)	372	21110
Maine	-	-	12	22190
Mayenne	344	Orne (61)	202	5820
Sarthe	260	Orne (61)	313	16370

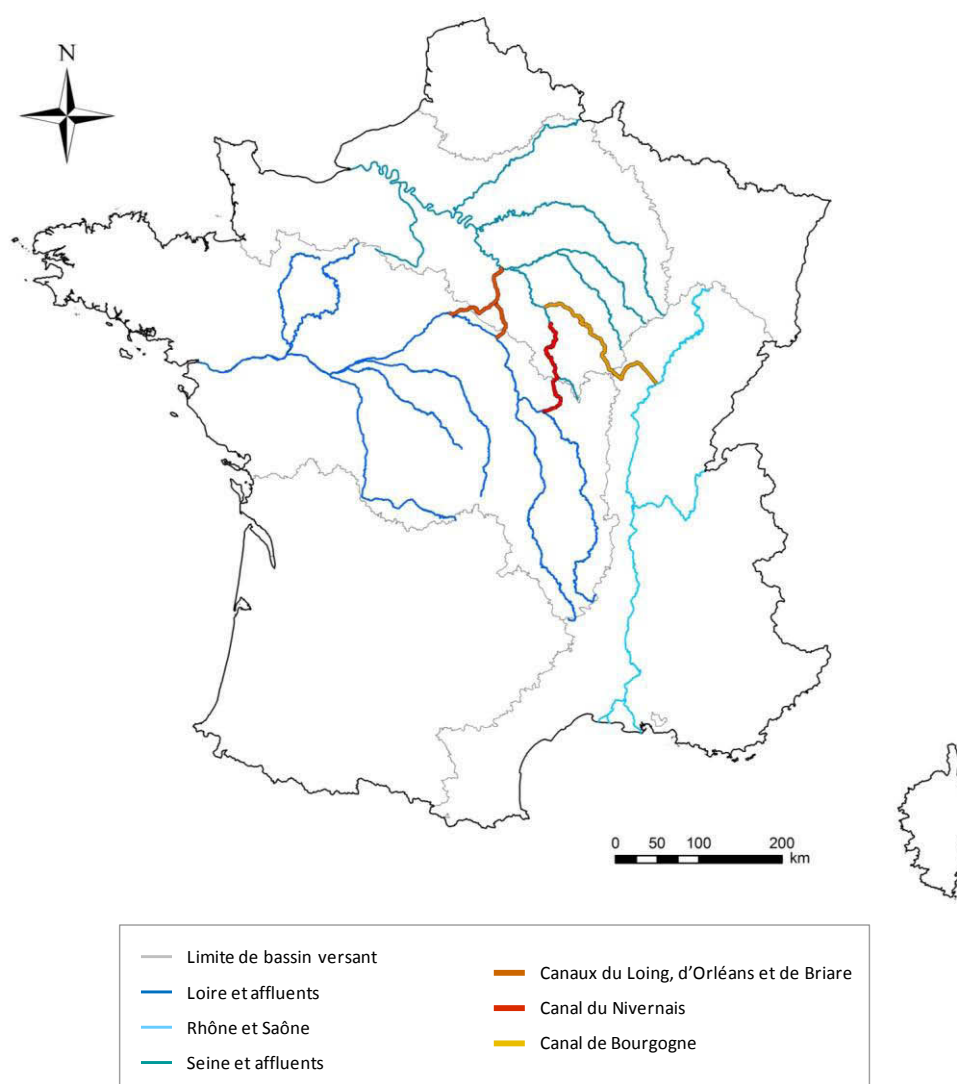


Figure 8 : Principales connexions hydrographiques artificielles de la Loire au Rhône et à la Seine.

Dans son ensemble, le bassin de la Loire est peu urbanisé, avec une population totale d'environ 11,5 millions d'habitants, soit une densité moyenne de 70 hab/km² (données *Etablissement Public Territorial de Bassin Loire*). Toutefois, le fleuve constitue un réel axe d'attraction au sein du bassin avec plus de 4 millions de personnes recensées le long de ses berges, soit une densité supérieure à 100 hab/km² (données *EPTB Loire*). Les grandes agglomérations, notamment, sont situées au bord de la Loire : Saint-Etienne et Roanne, dans la partie amont, Nevers, à la confluence avec l'Allier, puis les villes historiques du Val de Loire, Orléans, Blois, Tours (Figure 9) et Saumur, et enfin Nantes qui marque le début de la zone estuarienne (Figure 7). Les axes hydrauliques secondaires sont aussi des lieux privilégiés d'urbanisation avec des villes comme Clermont-Ferrand, Vichy et Moulins situées sur le cours de l'Allier, Montluçon, Vierzon et Bourges sur le Cher, Châteauroux sur l'Indre, Limoges, Poitiers et Chinon sur la Vienne, et Angers sur la Maine (Figure 7).



Figure 9 : Vue aérienne de la Loire à Tours (*crédit photo : 4 vents*).

II. Géomorphologie et climat

Différentes entités géographiques peuvent être distinguées le long de la Loire, en particulier le bassin amont, représentant la haute Loire de sa source jusqu'à la confluence avec l'Allier, la Loire moyenne, du Bec d'Allier jusqu'à la confluence avec la Maine, la basse Loire de la Maine jusqu'à l'estuaire, et la zone estuarienne qui s'étend approximativement de Nantes jusqu'à Saint-Nazaire (Figure 7 ; Figure 10). La haute Loire et la Loire moyenne sont les deux entités les plus étendues, avec des longueurs respectives d'environ 410 et 460 km. La basse Loire représente une section d'environ 90 km, prolongée par l'estuaire sur une cinquantaine de kilomètres. La distinction de ces différents secteurs repose, en particulier, sur des caractéristiques géologiques, morphologiques et climatiques variées et spécifiques. La Loire traverse notamment 6 hydro-écorégions de rang 1 (HER1 ; Wasson *et al.*, 1996) qui, sur ce bassin, sont en bonne adéquation avec le découpage typologique fondé sur la morphologie du cours d'eau, ou morphorégions (Wasson *et al.*, 2004).

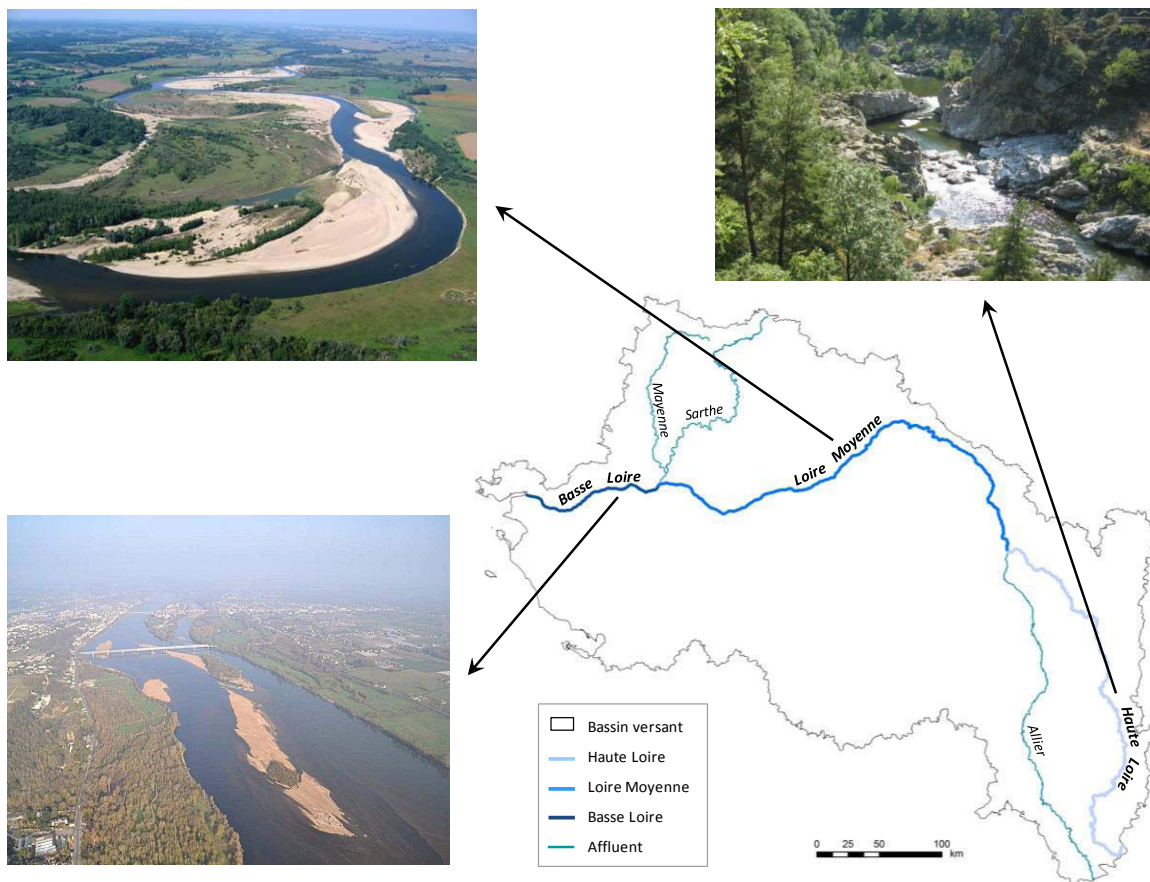


Figure 10 : Les 3 entités de la Loire et exemples de morphologies fluviales associées : en haut à droite, les gorges de la haute Loire (crédit photo : mézenclairesauvage) ; en haut à gauche, un méandre sur la Loire moyenne (crédit photo : J. Saillard, CEPA) ; en bas à gauche, des bancs de sables sur la basse Loire (crédit photo : S. Limoge).

Le bassin amont présente ainsi un faciès de gorges encaissées (Figure 10), bordées par des forêts anciennes, avec des pentes importantes (2,7‰ pour la Loire entre la source et le Bec d'Allier). La haute Loire et le haut Allier s'y écoulent sur un socle granitique, affleurant parfois directement dans le lit mineur. Bien que la dynamique fluviale des deux cours d'eau soit réduite par l'encaissement des gorges, leur fonctionnement géomorphologique y est quasi-naturel (Oudin *et al.*, 2009). Il existe également quelques vallées alluviales peu aménagées en aval des gorges, laissant place à de larges méandres au milieu des nombreux bocages. On observe par exemple une forte dynamique fluviale naturelle dans les secteurs de Vichy (Allier) et en aval de Roanne (Loire).

En aval de la confluence avec l'Allier, la Loire s'écoule ensuite avec une pente beaucoup plus faible (0,43‰ entre Nevers et Nantes) à travers les terrains sédimentaires perméables des tables calcaires, donnant naissance à de grands aquifères. De nombreux îlots et bancs de sable, des forêts rivulaires, des zones de tressage et de méandrage ainsi que de grandes plaines alluviales sont présents sur la Loire moyenne et la basse Loire (Figure 10).

Enfin, les influences climatiques qui s'exercent sur le bassin de la Loire sont multiples, conduisant à des conditions météorologiques complexes et très variables. Alors que l'influence du climat méditerranéen s'exerce régulièrement sur les parties du bassin les plus en amont, proches du Massif des Cévennes (cf. les épisodes de crues cévenoles ci-après), la haute Loire est largement influencée par le Massif Central et son climat continental. Elle diffère de la partie amont de la Loire moyenne qui, sans apport d'affluent majeur, constitue une zone intermédiaire, plutôt sous climat océanique dégradé. A l'inverse, la partie aval de la Loire moyenne est dominée par un climat atlantique, bien que les principaux affluents soient encore sous influence du Massif Central (rive gauche) ou du Massif Armoricaïn (rive droite) dans leurs parties amont. Le climat océanique devient ensuite très largement dominant sur les zones du bassin les plus en aval (basse Loire et estuaire).

III. Hydrologie et température

De par sa situation géographique et l'influence du Massif Central, la haute Loire présente un régime hydrologique de type pluvio-nival. Néanmoins, la présence des barrages de Villerest, de Grangent (sur la Loire) et de Naussac (sur l'Allier) limite l'influence nivale sur les parties plus en aval. La Loire moyenne et la basse Loire présentent donc un régime à caractère pluvial, défini par une période de crues hivernale et une période de bas débits qui s'étale généralement de fin juin jusqu'à début octobre (Figure 11).

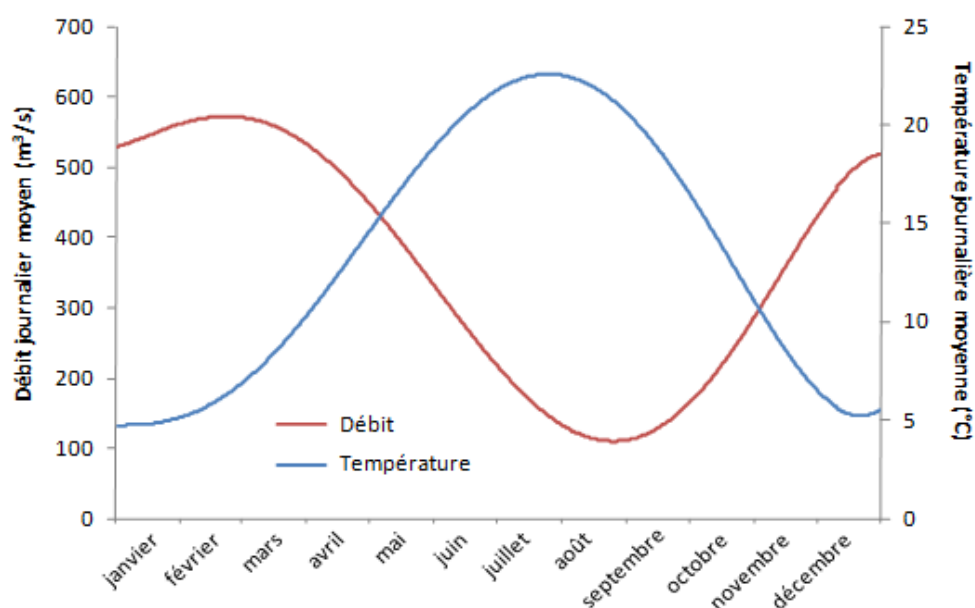


Figure 11 : Valeurs journalières moyennes de débit (courbe bleue ; calculées à Blois sur la période 1863-2011 ; données *Direction Régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement Centre*) et de température de l'eau (courbe rouge ; calculées à Dampierre-en-Burly sur la période 1977-2008 ; données *Electricité De France*).

Le module de la haute Loire est d'environ 70 m³/s à Villerest (amont de Roanne), celui de la Loire moyenne de 360 m³/s à Blois (aval d'Orléans) et celui de la basse Loire de 870 m³/s à Montjean (amont de Nantes). Néanmoins, le débit du fleuve peut être très irrégulier. La Loire est connue notamment pour ses fortes crues et les inondations spectaculaires qu'elles engendrent (voir Tableau 3 pour l'ordre de grandeur des crues classées).

Tableau 3 : Valeurs de débit (en m³/s) pour des crues de différentes fréquences de retour à Villerest (haute Loire), Blois (Loire moyenne) et Montjean (basse Loire) (données DREAL Centre et Pays-de-Loire).

Fréquence	Villerest	Blois	Montjean
Biennale	520	1700	3100
Quinquennale	800	2400	4400
Décennale	990	2800	5200
Vicennale	1200	3200	6000
Cinquantennale	1400	3800	7000

Trois types de crues sont susceptibles d'affecter le bassin :

- 1) les crues cévenoles : elles sont provoquées par des épisodes pluvieux relativement courts mais très intenses, dus à l'influence méditerranéenne du Massif des Cévennes voisin, et concernent exclusivement les hauts bassins de la Loire et de l'Allier. Le 20 septembre 1980, par exemple, des précipitations dépassant localement 600 mm ont provoqué une crue torrentielle de la Loire atteignant rapidement 2000 m³/s à Brives-Charensac (43), soit près de 30 fois le module du fleuve à cet endroit. Seul, ce type de crue est très vite amorti et aucun effet majeur n'est observé au-delà du barrage de Villerest (42).
- 2) les crues océaniques : elles sont alimentées par de longues périodes pluvieuses générées sur la majeure partie du bassin, à l'exception de la zone amont, par les perturbations océaniques. Sur la Loire, elles sont le plus souvent consécutives aux apports des tributaires de la rive gauche qui drainent toute la partie ouest du bassin. Seul, ce type de crue affecte donc principalement les sous-bassins de la Loire et, par concomitance des apports des affluents majeurs, la basse Loire. Les épisodes les plus notables sont ceux de 1910, 1977, 1982, 1994 et 1995, pour lesquels les débits ont atteint des valeurs entre 5400 et 6300 m³/s à Montjean, soit entre 6 et 7 fois le module de la basse Loire.
- 3) les crues mixtes : elles résultent de la combinaison des deux types précédents et sont les plus dangereuses, particulièrement en Loire moyenne où les débits peuvent être exceptionnellement élevés. Les trois plus grandes crues ayant eu lieu depuis l'existence des premiers enregistrements de débit sur la Loire appartiennent à cette catégorie, avec des débits supérieurs à 7200 m³/s à Gien, soit 20 fois le module, en 1846, 1856 et 1866 (Figure 12).

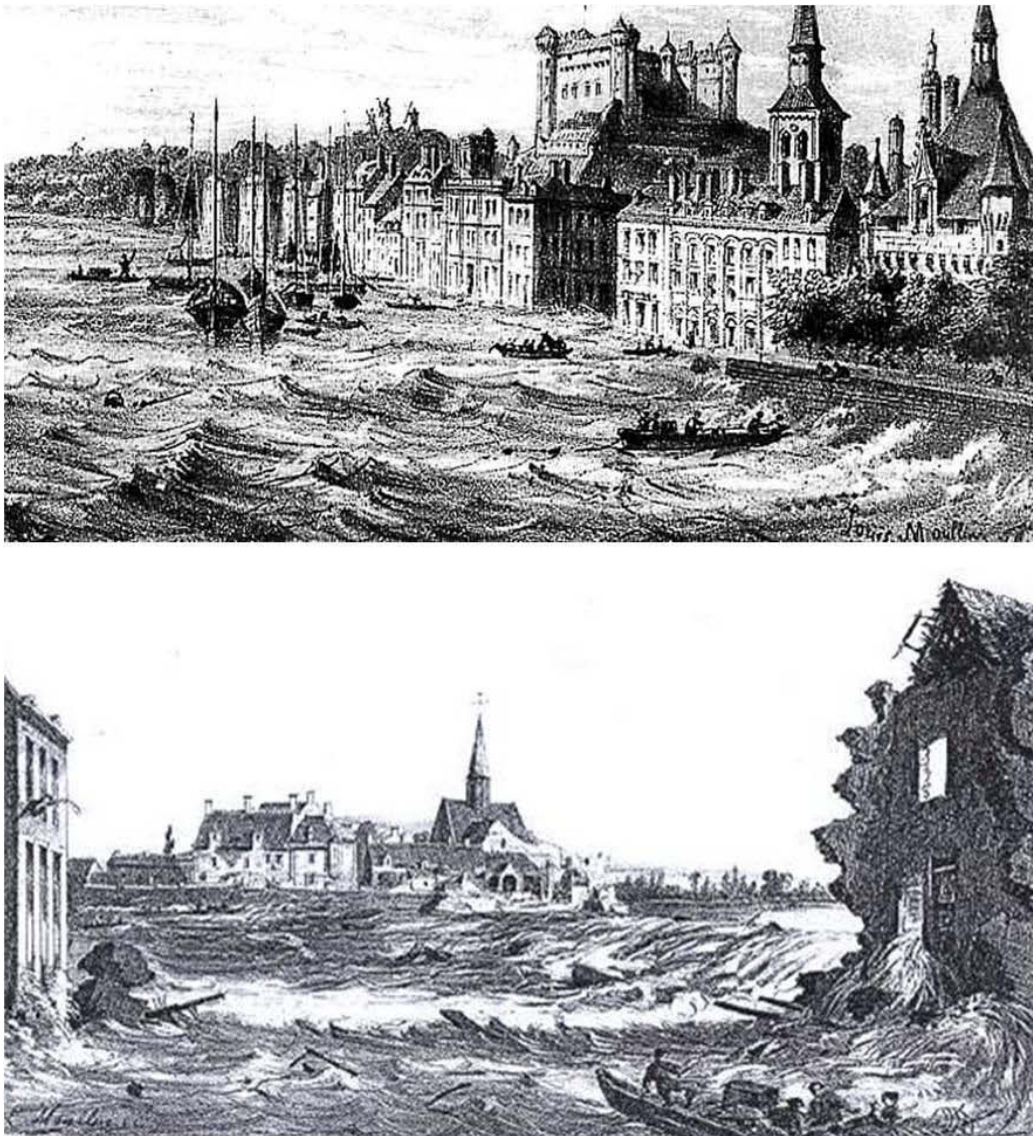


Figure 12 : Lithographies de Louis Moullin représentant la crue de la Loire en 1856. En haut, les quais de Saumur inondés ; en bas, rupture d'une levée à la Chapelle sur Loire (source : Archives départementales d'Indre-et-Loire).

A l'inverse, les débits de la Loire peuvent être extrêmement faibles en période d'étiage. Pour preuve, il était possible de traverser la Loire à pied à Orléans en août 1949 (débit inférieur à $1\text{-}2\text{ m}^3/\text{s}$). Toujours à Orléans, les débits avaient déjà atteint des valeurs inférieures à $5\text{ m}^3/\text{s}$ en juillet 1870 et un nouvel épisode de sécheresse a été observé en 1976, avec des débits inférieurs à $20\text{ m}^3/\text{s}$ pendant plusieurs jours. Outre l'absence de précipitations et les fortes températures qui engendrent des niveaux d'eau très faibles sur l'ensemble du bassin lors de ces années particulières, le secteur de la Loire moyenne autour de la boucle orléanaise est également sujet à d'importantes pertes par infiltration lors des périodes d'étiages (Gutierrez & Binet, 2010).

Ces variations hydrologiques de grande ampleur sont aujourd'hui en partie régulées afin de limiter les crues les plus fortes et de soutenir les étiages les plus sévères. En effet, un premier barrage a été mis en service en 1983 à Naussac (appelé « Naussac 1 »), sur le bassin de l'Allier, avec pour objectif de soutenir les étiages de l'Allier, puis de la Loire après leur confluence. Jugée encore insuffisante, la capacité de l'ouvrage a été augmentée lors d'une deuxième phase de travaux achevée en 1998 (« Naussac 2 »), et un débit *minimum* de 6 m³/s est maintenant assuré sur l'Allier à Vieille-Brioude (43). Un second barrage a également été mis en service en 1985 à Villerest, sur la Loire, avec pour vocation prioritaire l'écêtement des crues du fleuve jusqu'en Loire moyenne, grâce à un débit *maximum* de 1000 m³/s imposé entre Roanne et Nevers. Ce barrage contribue également au soutien d'étiage sur la Loire, conjointement avec celui de Naussac, en maintenant un débit *minimum* de 8-10 m³/s jusqu'à Nevers, 60 m³/s à Gien et 127 m³/s à Montjean.

En ce qui concerne la température, la Loire présente un régime thermique naturellement inverse au régime hydrologique (Figure 11). La période hivernale est soumise aux températures les plus basses qui, bien que modérées par la douceur du climat océanique, peuvent être suffisamment faibles pour que certains secteurs de la Loire moyenne soient complètement pris sous les glaces. *A contrario*, la période estivale est sujette à des pics élevés de température de l'eau pouvant dépasser les 28°C sur la Loire moyenne en valeur journalière (par exemple les mois de juillet 1995, 2003 et 2006 et les mois d'août 1990, 1997, 1998, 2001 et 2003). Lors de la canicule de 2003, la température de l'eau, toujours en valeur journalière, atteignait même les 30°C sur la partie amont de la Loire moyenne (Dampierre) et jusqu'à 31°C sur la partie aval (Avoine).

IV. Aménagements et usages anthropiques

En général, le taux d'occupation des sols et la population du bassin de la Loire augmentent progressivement de l'amont vers l'aval et de l'est vers l'ouest, et autour des centres urbains (données *EPTB*). Les activités économiques sont globalement à dominante agricole. Les industries sont relativement dispersées, avec notamment un premier pôle vers Saint-Etienne et un second entre Nantes et Saint-Nazaire. Certaines spécificités sont observées entre les différentes entités géographiques de la Loire, en grande partie liées aux caractéristiques évoquées précédemment. Sur le bassin de la haute Loire, les activités d'élevage sont largement favorisées dans les zones volcaniques granitiques. Les quelques dépressions sédimentaires telles que la plaine de la Limagnes (vers Clermont-Ferrand) permettent néanmoins de diversifier ces activités en favorisant l'agriculture. Par ailleurs, la totalité de l'exploitation hydroélectrique de la Loire a lieu sur ce bassin, les principaux ouvrages étant les barrages de Grangent (mis en service en 1957) et Villerest (1985) sur la Loire et de Naussac (1983 et 1998) et Poutès (1941) sur l'Allier (Figure 7). Sur la Loire moyenne, 70% de la surface du territoire sont exploités par l'agriculture de type polyculture (céréales, betteraves sucrières, horticulture, vignobles), permettant également le développement de l'industrie agro-alimentaire. En outre, il s'agit de la partie du bassin où se trouvent l'ensemble des centrales nucléaires pour la production d'électricité. Quatre sont installées sur la Loire : Belleville (mise en service en 1988-1989), Dampierre (1980-1981), Saint-Laurent (1983) et Chinon (1984); et une sur la Vienne : Civaux (1997) ; toutes équipées de tours aéroréfrigérantes (Figure 7). Enfin, la basse Loire est tournée à la fois vers les activités agricoles de polyculture et d'élevage, et vers les industries de types agro-alimentaire, mécanique, énergie, construction aéronautique et chantiers navals.

Outre d'importants prélèvements pour l'irrigation qui affectent la disponibilité en eau de la Loire et des nappes souterraines, la dominante agricole des activités économiques du bassin de la Loire entraîne une dégradation globale de la qualité d'eau (voir par exemple Bouraoui & Grizzetti, 2011). Les pollutions, essentiellement azotées et phosphorées, conduisent à d'importantes manifestations d'eutrophisation, accentuées dans les retenues et au niveau de l'estuaire. Les grands centres urbains et la relative concentration de la population aux abords de la Loire participent également à la pollution organique des eaux, de même qu'aux prélèvements pour l'approvisionnement en eau potable. En ce qui concerne les ouvrages hydroélectriques, en plus d'affecter la continuité écologique des cours d'eau (notamment pour les espèces de poissons migratrices), ils limitent le transport sédimentaire et

réduisent la dynamique hydro-morphologique de la Loire sur la partie aval (Bethemont & Wasson, 1996). De plus, la quantité de substrat remobilisable a été considérablement réduite par les pratiques intensives d'extraction de granulats sur tout l'axe de la Loire (et de l'Allier). Débutées au milieu du XIX^{ème} siècle, elles ont été très présentes dans le lit mineur jusqu'en 1981, passant de 150000 t/an en 1860 à 1 Mt/an en 1950, pour finalement culminer à 10 Mt/an en 1978 (mesurées entre le Bec d'Allier et Nantes ; Bethemont & Wasson, 1996). Si l'exploitation dans le lit mineur a ensuite diminué (4 Mt/an entre 1985 et 1990) pour finalement être arrêtée entre 1993 et 1995, les extractions dans le lit majeur, elles, ont augmenté en contrepartie. Par ailleurs, la dynamique fluviale de la Loire a été modifiée par de nombreux aménagements. Alors que des enrochements ont été mis en place sur la partie amont de la Loire pour la protection des berges, la Loire moyenne est presque complètement bordée de digues de Nevers à Angers. Ces ouvrages, espacés d'une largeur de 500 à 800 m, sont principalement destinés à la protection contre les crues, bien que certains aient été construits pour améliorer la navigation lorsqu'elle était encore active sur cette partie du fleuve. L'endiguement du Val de Loire a ainsi conduit à une dynamique fluviale mixte entre tressage et anastomose, mêlant des chenaux et des îlots hautement stabilisés à d'autres chenaux et des bancs de sable naturellement instables (Oudin *et al.*, 2009). Ces altérations physiques de la Loire (stabilisation des berges, extraction de granulats et réservoirs) ont provoqué de concert une modification du transport solide, entraînant un surcreusement du lit mineur et une perturbation de la dynamique de crue. De profonds effets écologiques peuvent également survenir, par exemple sur les frayères (colmatage ou absence de substrat adapté, isolement de bras secondaires par abaissement du chenal principal). De surcroît, l'enfoncement du lit de la Loire se répercute de manière proportionnelle sur le niveau de la nappe alluviale, rendant l'accès à l'eau potable plus difficile. Pour finir, il contribue fortement à la remontée du bouchon vaseux dans l'estuaire.

Dans ce contexte de pressions multifactorielles, l'exploitation de centrales nucléaires constitue une source potentielle de perturbation supplémentaire. C'est pourquoi des recherches sont menées actuellement pour appréhender l'effet relatif de ces ouvrages sur le milieu parmi les impacts cumulés qui s'exercent sur la Loire (voir encadré).

Le suivi hydrobiologique au droit des centrales nucléaires EDF : contexte et enjeux

EDF exploite actuellement 19 centres nucléaires de production d'électricité (CNPE) en France, dont 14 sont situés en grands cours d'eau (Figure 13). Une surveillance environnementale, comprenant un suivi hydrobiologique, est réalisée par une équipe scientifique (universités, instituts de recherche ou bureaux d'études spécialisés) au droit de chaque installation depuis sa mise en service. Cette surveillance permet en premier lieu de s'assurer du respect des obligations fixées dans l'arrêté d'autorisation de prélèvement et de rejet. Toutefois, l'acquisition de telles séries long-terme de données hydroclimatiques, de qualité d'eau et biologiques, constitue également un outil scientifique rare et particulièrement utile pour l'analyse et la compréhension des variations écologiques des hydrosystèmes à des échelles de temps et d'espace variables, comme c'est le cas pour cette thèse. Concernant la Loire, par exemple, outre les rapports annuels de surveillance environnementale, un certain nombre d'études scientifiques ont pu s'appuyer sur ces suivis hydrobiologiques pour la description des communautés planctoniques (phytoplancton et zooplancton), de macroinvertébrés benthiques et de poissons (Lair, 1980 ; Lair *et al.*, 1996 ; Lair & Reyes-Marchant, 1997 ; Lair *et al.*, 1998 ; Lair, 2005 ; Picard & Lair, 2005).

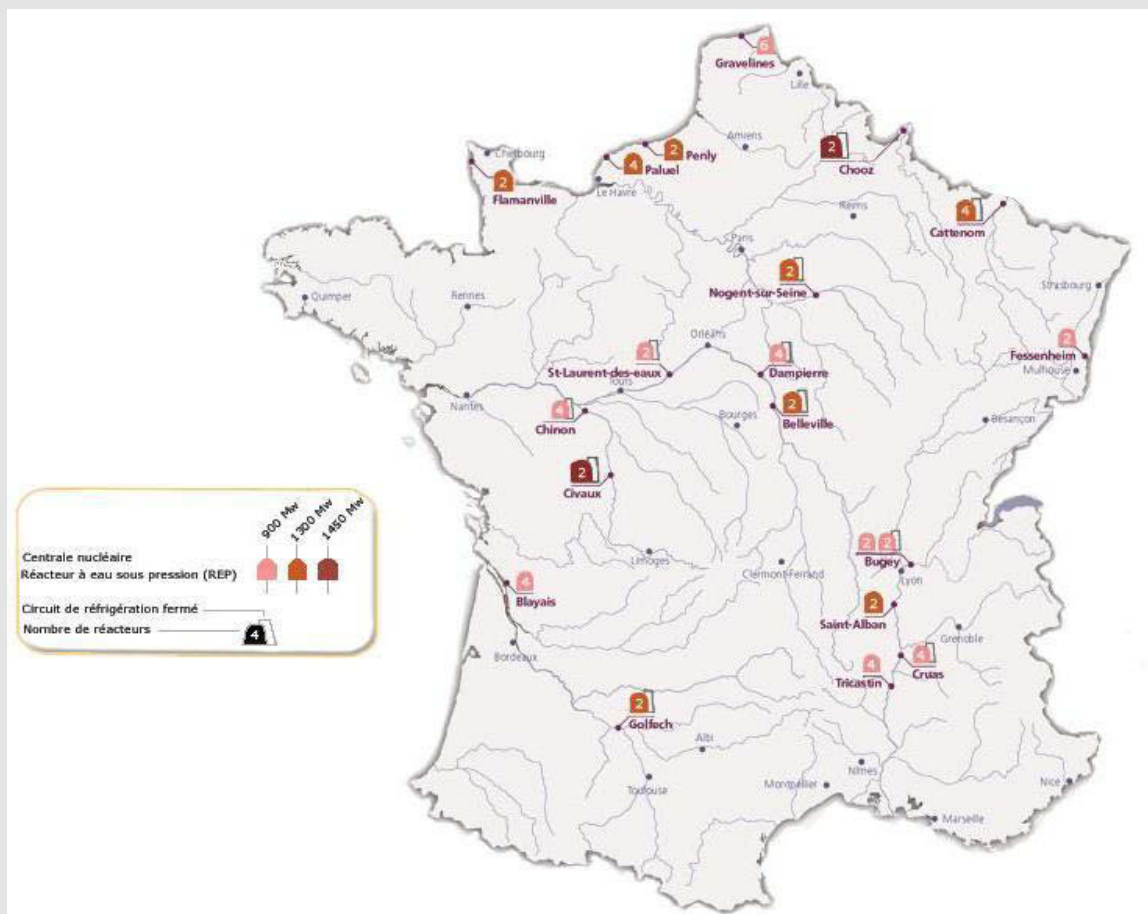


Figure 13 : Centrales nucléaires exploitées par EDF.

V. Gestion et conservation de la biodiversité

Malgré une anthropisation croissante du bassin, la Loire a pu être qualifiée de dernier fleuve sauvage d'Europe vers le milieu des années 90. Cette particularité, reconnue notamment par l'inscription du Val de Loire sur la liste du patrimoine mondial de l'UNESCO, est due en partie à la relative bonne préservation de la biodiversité le long du corridor fluvial. Cette richesse floristique et faunistique est favorisée par les conditions climatiques et par la diversité des habitats, liée notamment à la préservation d'un certain degré de liberté hydrodynamique sur la Loire. Les espèces aquatiques sont les premières concernées, en particulier les poissons, avec 58 espèces présentes sur le bassin (Souchon, 2002), dont 11 espèces de poissons migrateurs tels que l'emblématique saumon atlantique (*Salmo salar*), la grande alose (*Alosa alosa*), l'alse feinte (*Alosa fallax*), la lamproie marine (*Petromyzon marinus*) et fluviatile (*Lampetra fluviatilis*) et l'anguille argentée (*Anguilla anguilla*). D'autres espèces inféodées aux milieux aquatiques sont également favorisées, comme les mammifères (Bouchardy, 1998) : castor d'Europe (*Castor fiber*), loutre d'Europe (*Lutra lutra*) et vison d'Europe (*Mustela lutreola*) ; et les amphibiens (Cochet *et al.*, 2002). De même, 164 espèces nicheuses d'oiseaux ont été identifiées le long de la Loire (Frochot *et al.*, 2003), et plus de 1300 taxa de plantes vasculaires ont été recensés dans la plaine alluviale, zones montagneuses et estuaire exclus (Cornier, 2002).

Afin de préserver cette biodiversité, différents programmes conservation et/ou restauration ont été mis en place. En particulier, le « Plan Loire Grandeur Nature » a été initialisé en 1994 (3 phases : 1994-2000, 2000-2006 et 2007-2013) et constitue un plan interrégional d'aménagement global dont un des enjeux prioritaires concerne la protection de l'environnement. D'autre part, toute la Loire moyenne (entre Nevers et Angers) est classée en zone « Natura 2000 ». De même, plusieurs zones ont été délimitées au titre d'un intérêt écologique particulier, telles que des ZNIEFF (Zones Naturelles d'Intérêt Ecologique Faunistique et Floristique) et des ZICO (Zones Importantes pour la Conservation des Oiseaux). Enfin, un programme LIFE (financement par l'Union européenne) intitulé « Loire Nature » est mené depuis 1992 pour la préservation des espaces de liberté de la Loire (maintien des espaces naturels d'inondations et de divagation).

**Evolution des conditions abiotiques en
grande rivière :
tendances environnementales long-terme et
facteurs de forçage impliqués**

Les régimes thermiques et hydrologiques des rivières sont fortement influencés par les variations climatiques et donc, potentiellement, par le réchauffement global (Whitehead *et al.*, 2009). En Europe, les modèles hydroclimatiques prévoient une hausse généralisée des températures de l'air et de l'eau et une augmentation de la variabilité hydrologique des rivières, avec une réduction des débits en période estivale et des risques accrus d'étiages sévères, en particulier pour les grands bassins européens comme le Rhin, le Danube ou la Volga (Webb, 1996 ; Arnell, 1999 ; EEA, 2007). Les données disponibles montrent que les tendances de température sont déjà observables pour un certain nombre de cours d'eau à travers une large zone géographique (Langan *et al.*, 2001 ; Daufresne *et al.*, 2004 ; Hari *et al.*, 2006 ; Moatar & Gailhard, 2006 ; EEA, 2007 ; Hammond & Pryce, 2007 ; Webb & Nobilis, 2007 ; Gosse *et al.*, 2008 ; Pekarova *et al.*, 2008 ; Zweimuller *et al.*, 2008 ; Durance & Ormerod, 2009), avec un réchauffement particulièrement prononcé depuis 1976 (IPCC, 2007). Bien que les tendances long-terme de débit soient plus difficiles à distinguer de la variabilité naturelle (Ziegler *et al.*, 2005 ; Massei *et al.*, 2011), plusieurs études rétrospectives et modèles prédictifs s'accordent à révéler une saisonnalité hydrologique croissante (Andersen *et al.*, 2006 ; Webb & Nobilis, 2007 ; Whitehead *et al.*, 2009). *A minima* pour les régions continentales situées en altitude, cet effet s'explique largement par la réduction de la couverture neigeuse et de la fonte printanière et par une diminution progressive des précipitations sous forme de neige au profit de la pluie (Arnell, 1999 ; Middelkoop *et al.*, 2001 ; Nijssen *et al.*, 2001 ; Eckhardt & Ulbrich, 2003).

Par ailleurs, les changements de température et de débit des cours d'eau peuvent avoir de profondes conséquences. La température conditionne non seulement des processus majeurs en rivière, comme la dissolution des gaz (e.g. l'oxygène), la cinétique des éléments dissous et des polluants (e.g. dissolution ou précipitation) et l'évaporation, mais elle joue également un rôle primordial dans la survie, la croissance, le métabolisme, la phénologie, le comportement et les interactions des organismes (Durance & Ormerod, 2010 ; Walther, 2010 ; Wilby *et al.*, 2010 ; Woodward *et al.*, 2010 ; Yvon-Durocher *et al.*, 2010). De plus, la température de l'eau affecte la production primaire et la décomposition des litières, influençant les transferts énergétiques tout au long du continuum fluvial (Vannote *et al.*, 1980 ; Lecerf *et al.*, 2007 ; Barlocher *et al.*, 2008). De même, les variations de débit ont un effet fondamental sur la dynamique fluviale et sur les processus de flux d'éléments dissous et de transports, ainsi que sur la régulation de la diversité, de l'abondance et des conditions d'habitat des organismes aquatiques (Lake, 2000 ; Xenopoulos *et al.*, 2005 ; Brown *et al.*, 2007 ; Dewson *et al.*, 2007).

Alors que les effets du changement climatique sur les systèmes lotiques deviennent maintenant visibles sur au moins trois continents [e.g. Webb & Nobilis, 2007 (Europe) ; Chessman, 2009 (Australie) ; Kaushal *et al.*, 2010 (Amérique du Nord)], ils peuvent, dans certaines circonstances, être exacerbés ou atténués, et potentiellement complexifiés, par d'autres sources de changements environnementaux (Parmesan & Yohe, 2003 ; Daufresne *et al.*, 2007 ; Durance & Ormerod, 2009). En grande rivière, notamment, la température de l'eau et le débit peuvent être fortement perturbés par les activités humaines telles que la régulation des fleuves pour la production d'électricité et la navigation, les prélèvements pour l'irrigation ou les usages domestiques et industriels, les rejets thermiques, l'urbanisation, l'intensification de l'agriculture et la déforestation (Caissie, 2006 ; Webb *et al.*, 2008 ; Wilby *et al.*, 2010). Ces altérations sont également susceptibles d'affecter la qualité chimique de l'eau des rivières, soit directement, soit en intervenant sur la dilution des substances (Limbrick, 2003 ; Bouraoui & Grizzetti, 2008). De plus, certaines projections suggèrent que le climat et les activités anthropiques pourraient interagir, par exemple *via* l'altération des flux de nutriments couplée à une faible dilution à bas débit, de telle sorte que les teneurs en azote et en phosphore risquent d'augmenter au cours du prochain siècle (Andersen *et al.*, 2006 ; Whitehead *et al.*, 2006 ; Jennings *et al.*, 2009 ; Johnson *et al.*, 2009). Dans ce contexte, la capacité à distinguer les effets du changement climatique d'autres effets plus locaux devient une priorité importante, en particulier pour identifier les sources de perturbations des milieux lotiques et orienter en conséquence les actions de gestion (Ormerod *et al.*, 2010). Néanmoins, comme mentionné dans l'introduction de ce manuscrit, il s'agit d'une tâche souvent complexe et encore peu d'études ont tenté d'approfondir ce genre d'évaluation.

Le but de ce chapitre est donc de s'intéresser à un système soumis à de multiples stress potentiels – climatiques, hydrologiques et de qualité d'eau, naturels ou anthropiques – afin d'étudier l'évolution long-terme du contexte environnemental associé et de distinguer les effets relatifs de différents facteurs de forçage sur ces tendances. Pour cela, nous avons utilisé des données décrivant la section moyenne de la Loire telle que présentée dans le chapitre précédent. En effet, la Loire moyenne ayant subi un réchauffement significatif de la température de l'eau lors des dernières années [i.e. + 2,4 à 3°C en période chaude (printemps-été) entre 1976 et 2003 ; Moatar & Gailhard, 2006], elle est apparue comme un candidat idéal pour nos investigations.

I. Données et méthodologie

A. Sites d'étude et données

Le jeu de données utilisé pour l'ensemble des analyses présentées dans ce chapitre provient essentiellement de suivis environnementaux réalisés sur deux sites de la partie amont de la Loire moyenne (Figure 14) : Dampierre-en-Burly ($47,7^{\circ}\text{N}$; $2,5^{\circ}\text{E}$; appelé « Dampierre » par la suite) et Jargeau ($47,9^{\circ}\text{N}$; $2,1^{\circ}\text{E}$). Sur ce secteur, la Loire atteint un ordre 8 et draine un bassin versant d'environ 35500 km^2 . La largeur moyenne avoisine les 300 m, pour une profondeur à l'étiage autour de 1 m. Le site de Dampierre est à une altitude de 123 m, 110 km en aval de la confluence avec l'Allier, soit 550 km de la source de la Loire. Jargeau est situé à une quarantaine de kilomètres en aval de Dampierre, à une altitude de 109 m. Ces deux stations ont été choisies pour la diversité des paramètres environnementaux mesurés et la durée conséquente des enregistrements disponibles. Elles se sont également révélées représentatives des différentes stations de cette section de la Loire en termes de variations climatiques, hydrologiques et chimiques (i.e. après comparaison des valeurs absolues et tests de tendance).

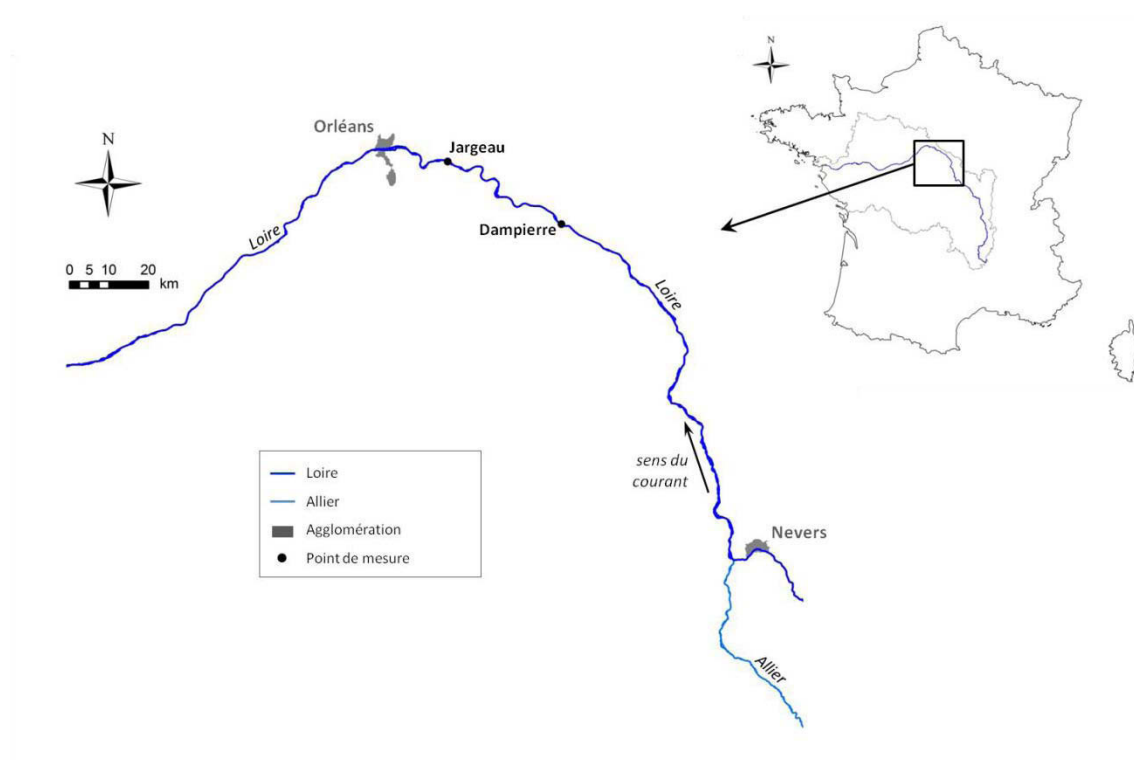


Figure 14 : Partie amont de la Loire moyenne et localisation des deux sites de mesure des paramètres abiotiques.

Des mesures continues de température de l'eau (T_e) et de débit (Q) sont ainsi disponibles à Dampierre au pas-de-temps journalier entre 1977 et 2008 (calculées à partir de mesures tri-horaires), grâce au suivi réglementaire réalisé au droit de la centrale nucléaire. Comme les trois autres centrales situées en Loire moyenne, celle de Dampierre est équipée de réfrigérants atmosphériques, ce qui permet de limiter à la fois le volume d'eau prélevé pour le refroidissement du réacteur et l'échauffement des eaux de rejet (pour un réacteur de 1300 MWe, le débit prélevé est de l'ordre de $2 \text{ m}^3/\text{s}$ et l'échauffement de quelques dixièmes de degrés ; (Vicaud, 2008). Par conséquent, nous admettrons que les effets potentiels du fonctionnement de la centrale nucléaire restent négligeables au regard des tendances d'évolution long-terme étudiées par la suite, de l'ordre de plusieurs dizaines de m^3/s pour le débit et de plus de 1°C pour la température (Figure 15 ; voir aussi Moatar & Gailhard, 2006).

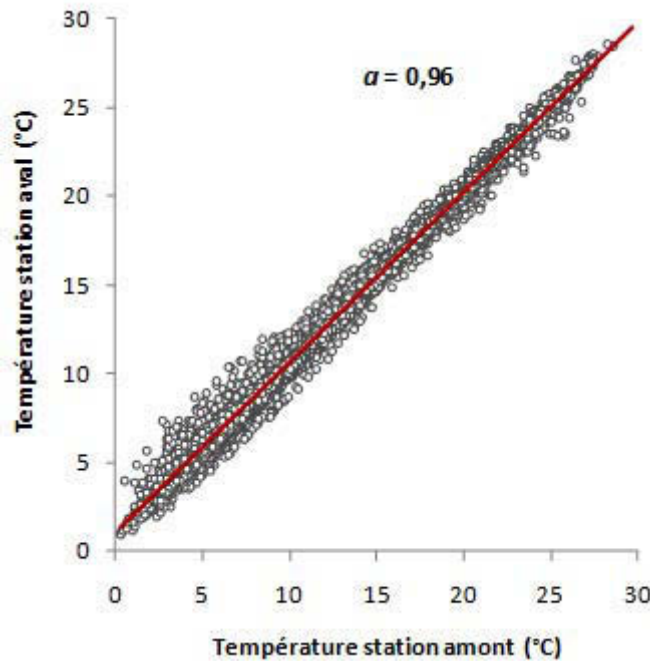


Figure 15 : Relation entre température de l'eau à l'amont et à l'aval du CNPE de Dampierre (a = pente de la courbe).

Afin d'identifier les facteurs de forçage responsables des tendances potentielles de température de l'eau et de débit, nous avons également utilisé des mesures journalières de température de l'air (T_a ; relevées à Gien) et de précipitations (P_{tt} ; relevées sur la partie amont du bassin), enregistrées de manière continue entre 1977 et 2008 par *Météo-France* [voir Vidal *et al.* (2010) pour une étude détaillée de ces données].

Enfin, les données de chimie proviennent des deux sites de Dampierre et Jargeau. Le suivi réglementaire de la centrale permet l'acquisition de mesures continues journalières de conductivité (Cdté), de concentration en oxygène dissous (O_2) et de pH sur la période 1980-2008. Le site de Jargeau correspond à un suivi environnemental assuré par l'*Agence de l'Eau Loire-Bretagne (AELB)* et fournit des relevés hebdomadaires à mensuels de matières en suspension (MES) depuis 1984, de demande biologique en oxygène à 5 jours (DBO_5), et de concentrations en nitrates (NO_3^-), en phosphates (PO_4^{3-}) et en chlorophylle-a (Chloro) depuis 1980.

Par souci d'homogénéité, l'ensemble des paramètres hydroclimatiques et de qualité d'eau a été harmonisé au pas-de-temps mensuel. De plus, pour faciliter la distinction entre variations saisonnières (intra-annuelles) et tendances d'évolution long-terme (inter-annuelles), chacune des composantes temporelles a été extraite des séries brutes et analysée de manière séparée (voir encadré).

Pour finir, des données supplémentaires se sont avérées nécessaires pour approfondir l'identification des « drivers » responsables de certaines tendances environnementales. Des données concernant les volumes de prélèvements pour l'irrigation sur le bassin de la Loire ont été récupérées auprès de l'*AELB*. De même, des mesures décrivant les efforts de traitement des eaux usées sur le bassin (nombre d'équivalents-habitants raccordés au réseau d'assainissement et nombre de stations d'épuration en service) ont été téléchargées sur la base de données *Eaux Résiduaires Urbaines 2009 (ERU)* du *Ministère de l'Ecologie, du Développement Durable et de l'Energie (MEDDE)*.

B. Analyses statistiques

1. Variations saisonnières

Bien que mon travail de thèse cible davantage les tendances d'évolution à long-terme, il était important de s'intéresser dans un premier temps aux variations intra-annuelles pour bien comprendre les liens existant entre les différents descripteurs environnementaux. Pour cela, les séries saisonnières (cf. composante *Saison* de l'encadré) des 12 variables ont été étudiées en Analyse en Composantes Principales (ACP ; Hotelling, 1933) avec rotation varimax normalisée (Kaiser, 1958). Seules les composantes principales expliquant plus de 80% de l'inertie totale sont conservées. La transformation par rotation permet d'optimiser les corrélations entre les variables et ces composantes principales, ce qui facilite ensuite la lecture et l'interprétation des relations entre les paramètres.

2. Tendances long-terme

Les séries complètes des 12 variables ont d'abord été normalisées, pour prendre en compte les différences d'unités de mesure, puis « désaisonnalisées » (voir encadré) pour étudier spécifiquement les tendances d'évolution inter-annuelles.

Les séries désaisonnalisées de température de l'eau (T_e) et de débit (Q) ont été soumises à un test de tendance de Mann-Kendall selon l'adaptation proposée par Hamed & Rao (1998). Cette méthode permet de détecter les tendances dans les séries temporelles, après avoir appliqué une correction pour prendre en compte les auto-corrélations, basée sur l'utilisation des rangs de Spearman (voir par exemple Daufresne *et al.*, 2004).

Afin d'évaluer la part relative des différentes périodes de l'année dans la détection des tendances générales de T_e et Q , le même test a été appliqué sur les 12 séries mensuelles des deux variables. Les mois présentant des tendances significatives ont permis de définir une période de l'année considérée comme « majoritairement responsable » de l'évolution hydroclimatique de la Loire moyenne. Cette période clé a ensuite été sélectionnée pour l'ensemble des variables et les séries ainsi formées ont été soumises au test de tendance.

Les séries temporelles

Les séries temporelles sont des séries de données particulières, dont la structure fait intervenir plusieurs composantes sur des échelles de temps différentes. Une série temporelle peut se décomposer de la manière suivante :

$$\text{Série} = \text{Tendance} + \text{Saisonnalité} + \text{Résidus}$$

Où *Tendance* = évolution à long-terme de la série, généralement sur plusieurs décennies ou plus,

Saisonnalité = variations cycliques à court-terme, intra-annuelles dans le cas qui nous intéresse,

Et *Résidus* = fluctuations sans temporalité évidente, appelées « bruits blancs ».

En ce qui concerne les séries temporelles utilisées dans ce chapitre, les paramètres étudiés présentent une forte structuration cyclique (cycles thermique, hydrologique et phytoplanctonique). Il n'y a qu'à comparer les amplitudes de variation du cycle saisonnier et de la tendance long-terme de la température de l'eau ci-après pour se rendre compte que la majeure partie de la variabilité du paramètre abiotique est liée aux variations intra-annuelles. Ces cycles saisonniers risquent donc de masquer les tendances, ou au moins d'en complexifier la visualisation et la détection, et de conduire à de « fausses » corrélations entre des paramètres qui auraient des cycles synchrones ou opposés mais éventuellement des évolutions long-terme non corrélées. C'est pourquoi nous avons fait le choix d'extraire la composante saisonnière des séries brutes et de traiter les deux nouvelles séries de manière distinctes.

Je détaille ci-dessous un exemple de décomposition d'une série temporelle pour la température de l'eau (Dampierre). La Figure 16a représente la série brute de température entre 1977 et 2008. On constate qu'il est difficile d'observer une éventuelle tendance long-terme en raison de la forte structure cyclique. Pour modéliser ces variations saisonnières, deux approches sont possibles. La première consiste à calculer un profil moyen annuel à partir de la série brute et de concaténer ce profil autant de fois qu'il y a d'années dans la chronique. La seconde consiste à déterminer, par régression multiple, les coefficients de l'équation suivante :

$$\text{Série brute} = \alpha_0 + \alpha_1 \sin(2\pi f) + \alpha_2 \cos(2\pi f)$$

où f est la fréquence des mesures.

Dans les deux cas, la représentation du cycle thermique sur les 32 ans est illustrée par la Figure 16b. La Figure 16c représente, elle, la série brute dont a été extrait le cycle saisonnier, appelée série « désaisonnalisée » et étudiée dans ce chapitre. Pour visualiser la tendance long-terme de cette série désaisonnalisée, on peut appliquer la méthode de lissage loess (L O E S S ; Cleveland & Grosse, 1991), qui consiste à modéliser la série de données par un polynôme (ici de degré 2) en se déplaçant sur des fenêtres qui utilisent une certaine partie (pourcentage) de la série complète (Figure 16d). Dans le cas d'une fenêtre utilisant 100% des données, cela revient à effectuer une régression polynômiale sur la série complète. Enfin, la soustraction de la tendance long-terme de la série désaisonnalisée permet de visualiser les bruits blancs (Figure 16e), qui peuvent, dans certains cas, être étudiés de manière spécifique.

Les séries temporelles (suite)

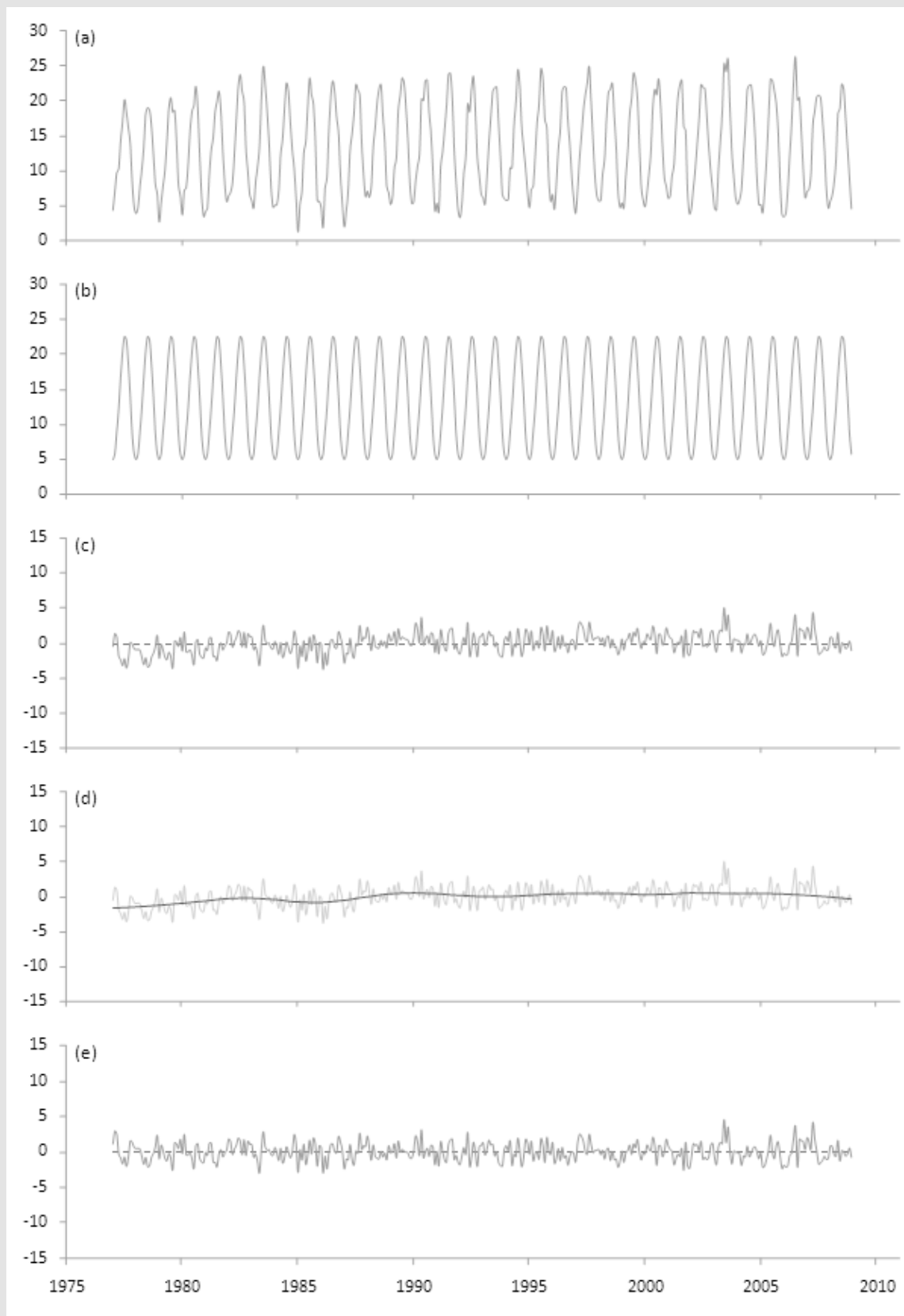


Figure 16 : Exemple de décomposition d'une série temporelle (Te).

3. Effets relatifs des facteurs de forçage

En ciblant cette même période, nous avons adopté une approche par sélection de modèle pour quantifier (i) les effets relatifs des variables atmosphériques (Ta et Ptt) sur les tendances long-terme observées pour la température de l'eau et le débit et (ii) les effets relatifs des variables hydroclimatiques (Te et Q) sur l'évolution long-terme des 8 paramètres de qualité d'eau (Cdté, O₂, pH, MES, DBO₅, NO₃⁻, PO₄³⁻, Chloro). Pour cela, nous avons appliqué des modèles linéaires de régression multiple de la forme :

$$Y \sim \alpha_0 + \alpha_1.Ta + \alpha_2.Ptt + \varepsilon$$

sur Te et Q, ou de la forme :

$$Y \sim \alpha_0 + \alpha_1.Te + \alpha_2.Q + \varepsilon$$

sur les variables chimiques. Dans chaque configuration, le meilleur modèle a été sélectionné selon le critère AIC (Akaike's Information Criterion). Sa significativité statistique a été calculée par une analyse de variance entre le modèle nul et le modèle sélectionné, validée par un test F de Fisher (Fisher, 1950). Cette étape a également permis de déterminer la proportion relative de variance expliquée par chaque variable dépendante retenue dans le meilleur modèle.

II. Cycles saisonniers et relations entre facteurs

Les corrélations entre les séries saisonnières des 12 variables se projettent essentiellement selon deux dimensions, comme en témoigne le premier plan factoriel de l'ACP qui explique 84% de la variabilité totale associée au tableau de données (Figure 17). La structure la plus « forte » est liée au premier axe (65% de l'inertie totale) et fait intervenir des variables impliquées dans la dynamique de développement phytoplanctonique (Figure 17a). En effet, on constate une nette opposition entre les concentrations en nutriments (NO_3^- et PO_4^{3-}) et la concentration en chlorophylle, fortement corrélée aux températures de l'air et de l'eau, à la DBO₅ et au pH. On note également qu'environ la moitié de la variabilité hydrologique saisonnière projetée sur le premier plan factoriel est corrélée négativement à la concentration en chlorophylle (et positivement aux concentrations en nutriments).

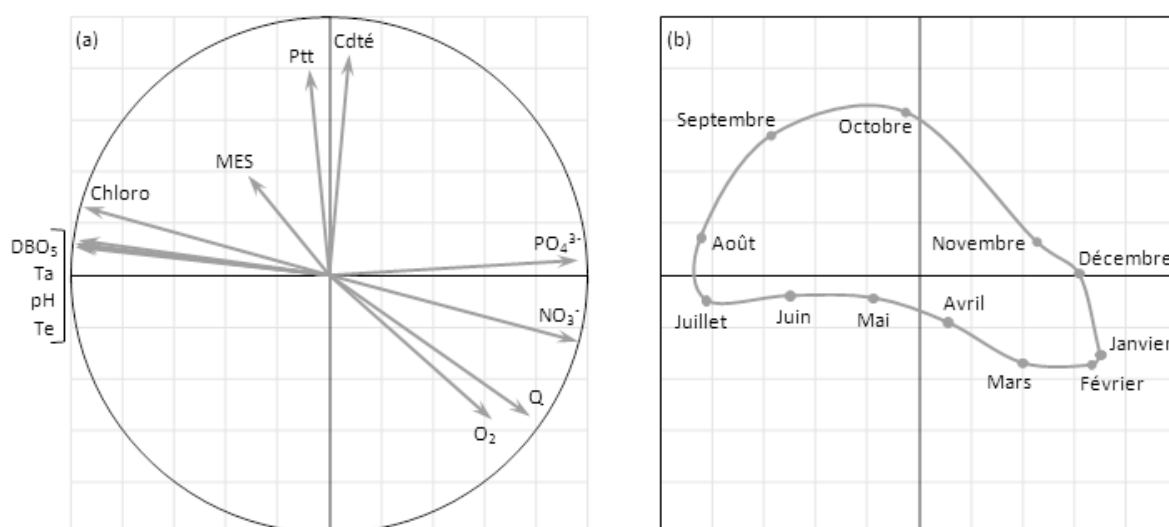


Figure 17 : Deux premières composantes de l'ACP réalisée sur les 12 variables abiotiques (84% d'inertie) : a) cercle des corrélations et b) individus sur le plan factoriel.

De manière assez « classique », l'ensemble de ces relations s'explique par des conditions de température de l'eau élevée (liées à une température de l'air élevée) et de faible débit qui favorisent le développement du phytoplancton par allongement du temps de résidence hydraulique (e.g. Lair & Reyes-Marchant, 1997). L'augmentation des abondances algales se traduit par des concentrations croissantes en chlorophylle, ainsi que par une DBO₅ plus forte, ces deux paramètres étant étroitement liés dans le cas de la Loire (Gosse, données non publiées). Le développement des organismes planctoniques entraîne également une

consommation des ressources nutritives disponibles, comme les nitrates et les phosphates (e.g. Hecky & Kilham, 1988). De plus, les activités autotrophes de photosynthèse utilisent le CO₂ dissous comme source de carbone, ce qui peut expliquer l'augmentation du pH liée à cette dynamique algale (e.g. Neal *et al.*, 1998 ; Bowes *et al.*, 2011). A l'inverse, les processus photosynthétiques ne sont pas associés à des concentrations en oxygène dissous plus importantes (par production), d'après la corrélation négative observée entre les variables O₂ et Chloro. En réalité, l'oxygène montre une projection dans le plan très proche de celle du débit, qui s'explique par la saturation constante du milieu en O₂ en raison du caractère courant du fleuve. La corrélation négative avec Te témoigne également de l'effet direct de la température de l'eau sur le seuil de saturation. Les variations mensuelles des concentrations en oxygène de la Loire sont donc davantage déterminées par le niveau de saturation, dépendant des conditions de température (seuil de saturation) et de débit (brassage), que par les processus biologiques. Pour finir, l'ensemble des relations soulignées précédemment est transposable à la situation inverse, i.e. lorsque les conditions de température basse et de fort débit ne permettent pas au phytoplancton de se développer et/ou de se maintenir physiquement dans la colonne d'eau.

En accord avec les profils thermique et hydrologique moyens présentés dans le chapitre précédent, la projection des individus dans le plan factoriel (i.e. les différents mois de l'année) montre que la dynamique phytoplanctonique évolue de manière cyclique, avec un développement progressif des micro-algues de janvier à juillet – lié à une augmentation graduelle de la température et une diminution graduelle du débit –, un pic d'abondance en juillet-août – lié à une température maximale et un débit d'étiage –, puis un déclin progressif d'août à décembre – lié à une diminution graduelle de la température et une augmentation graduelle du débit (Figure 17b). Par ailleurs, le fait que le cycle de développement du phytoplancton soit associé à la plus grande part de variabilité relative aux différents paramètres abiotiques étudiés est un résultat cohérent, étant donné que la Loire est considérée comme une rivière eutrophe, avec des pics estivaux de chlorophylle-a pouvant dépasser les 250 µg/L (Lair *et al.*, 1998 ; Moatar & Meybeck, 2005).

En ce qui concerne la deuxième dimension de variabilité du tableau de données (19% de l'inertie totale), elle fait intervenir des paramètres liés à l'hydrologie et au régime de précipitations. Alors que la variabilité hydrologique saisonnière conservée sur le plan factoriel est projetée pour moitié sur ce deuxième axe, de manière surprenante, le débit est corrélé négativement aux précipitations (Figure 17a). Comme souligné plus haut, les plus forts débits sont globalement observés entre janvier et mars, alors que les précipitations les plus

importantes semblent avoir lieu vers le mois d'octobre (Figure 17b). Ce résultat s'explique en partie par le faible niveau des nappes souterraines dus aux étiages estivaux qui se prolongent jusqu'aux mois de septembre-octobre, notamment la nappe de Beauce qui influence fortement ce secteur de la Loire (Figure 18 ; Gutierrez & Binet, 2010). Les apports des précipitations sont alloués en premier lieu au remplissage de la nappe et l'augmentation du débit de la Loire moyenne n'intervient qu'après le pic de pluies, provoquant un décalage entre cycle hydrologique et régime de précipitation. De même, bien que la mobilisation et le transport des particules fines soient favorisés par des vitesses de courant élevées, on note une corrélation négative entre les matières en suspension et le débit. Néanmoins, la mauvaise représentation de la variable MES dans le plan factoriel (i.e. éloignée du cercle) ne permet pas dans ce cas de conclure à une relation significative. Pour finir, la conductivité et le débit présentent des variations opposées, qui s'expliquent par des phénomènes de dilution ou de concentrations des substances dissoutes, respectivement à fort ou à faible débit, en lien avec les quantités d'eau mises en jeu.

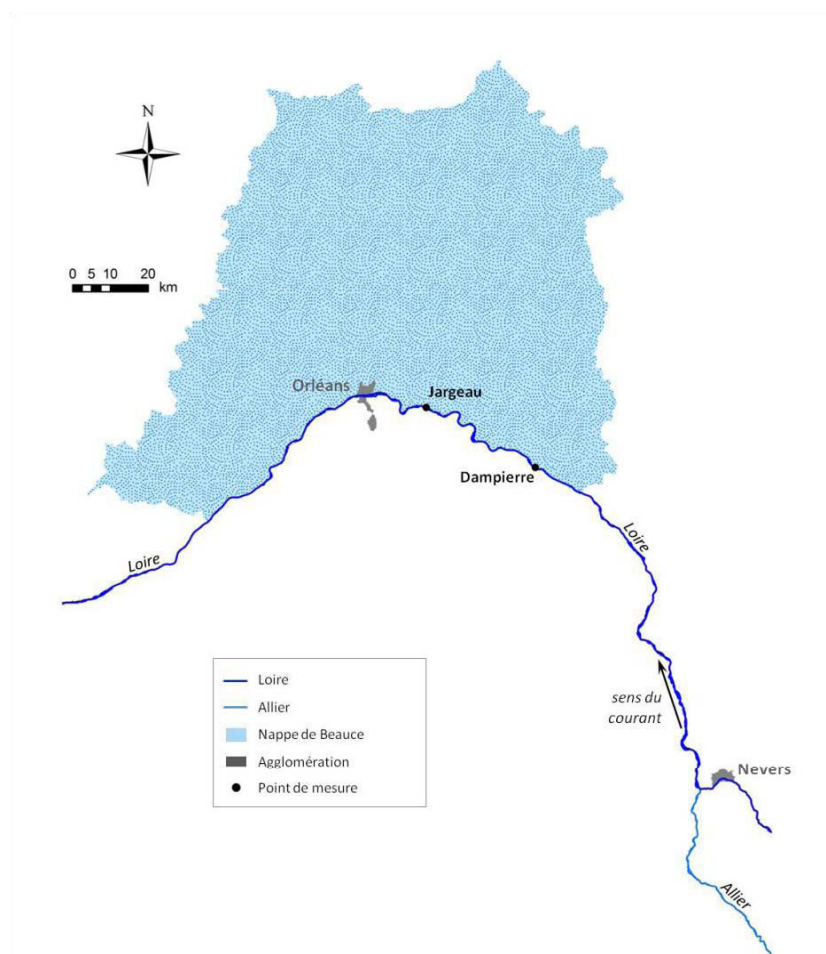


Figure 18 : Limites de la nappe de Beauce.

III. Tendances d'évolution long-terme du contexte environnemental

A. Facteurs hydroclimatiques

Le test de tendance appliqué à la série désaisonnalisée de température de l'eau met en évidence un réchauffement significatif ($P < 0,001$; Tableau 4) de la Loire au cours des 32 années d'environ $1,2^{\circ}\text{C}$ entre la première décennie (1977-1986) et la dernière (1999-2008). Les tests sur les séries mensuelles montrent également que les mois de mai, juin et août sont majoritairement responsables de la tendance globale (Tableau 4). Ces résultats sont en accord avec les précédentes observations réalisées par Moatar & Gailhard (2006) sur la même rivière entre 1976 et 2003. L'ordre de grandeur de ce réchauffement est également cohérent avec d'autres grandes rivières européennes (e.g. réchauffement de $1,4$ à $1,7^{\circ}\text{C}$ au cours du 20^{ème} siècle sur le Danube et ses affluents ; Webb & Nobilis, 2007). Par ailleurs, le débit a diminué sur la même période ($P < 0,05$; Tableau 4), passant en moyenne de $410 \text{ m}^3/\text{s}$ pour 1977-1986 à $305 \text{ m}^3/\text{s}$ pour 1999-2008, soit une réduction de 25%. En ce qui concerne les séries mensuelles, les mois de mai, juin et juillet semblent à l'origine de la baisse globale observée (Tableau 4). A nouveau, ces tendances sont comparables à celles détectées sur d'autres grands fleuve comme le Danube (Webb & Nobilis, 2007 ; Pekarova *et al.*, 2008) ou le Rhône (Souchon *et al.*, 2011). Les tendances hydroclimatiques générales étant principalement soutenues par la période de l'année entre les mois de mai et août, nous avons donc ciblé cette période clé, qualifiée de « période chaude », pour la suite des analyses (voir Annexe 1 et Annexe 2 pour l'évolution des séries complètes des 12 paramètres).

Tableau 4 : Résultats du test de tendance appliqué aux séries désaisonnalisées complètes (Tous) et mensuelles (chaque mois) de température de l'eau (Te) et de débit (Q).

Variable	Mois	Tendance	τ	P	Signif.
Te	Tous		0,20	<0,001	***
	Mai	↗	0,45	<0,001	***
	Juin		0,48	<0,001	***
	Août		0,25	0,048	*
Q	Tous		-0,16	0,011	*
	Mai	↘	-0,26	0,035	*
	Juin		-0,34	0,006	**
	Juillet		-0,26	0,035	*

Seules les tendances significatives sont présentées ; τ = Tau de Kendall ; *** $P < 0,001$, ** $P < 0,01$, * $P < 0,05$

Les tests de tendance appliqués aux séries température et débit en période chaude montrent ainsi des évolutions long-terme plus marquées que pour les séries complètes, que ce soit en termes de valeurs absolues du coefficient τ plus grandes ou de niveaux de significativité plus élevés (Tableau 5). Entre les dix premières années de la chronique étudiée et les dix dernières, ces résultats correspondent à un réchauffement de 2°C de la température de l'eau moyenne (de 19,1 à 21,1°C ; Figure 19) et à une chute du débit moyen de 40% (de 322 à 192 m³/s ; Figure 19). D'autre part, alors que les précipitations ne montrent pas d'évolution particulière ($P > 0,05$; Tableau 5 ; Figure 19), la température de l'air en période chaude suit un réchauffement significatif ($P < 0,001$; Tableau 5 ; Figure 19) d'environ 1,6°C entre 1977-1986 (15,9°C) et 1999-2008 (17,5°C), en cohérence avec les observations du GIECC (IPCC, 2007).

Tableau 5 : Résultats du test de tendance appliqué aux séries désaisonnalisées des paramètres atmosphériques (Ta, Ptt) et hydroclimatiques (Te, Q) en période chaude (mai-août).

Variable	Tendance	τ	P	Signif.
Ta	↗	0,31	<0,001	***
Ptt	-	-	0,797	o
Te	↗	0,35	<0,001	***
Q	↘	-0,25	0,001	**

τ = Tau de Kendall ; *** $P < 0,001$, ** $P < 0,01$, * $P < 0,05$, o $P > 0,05$

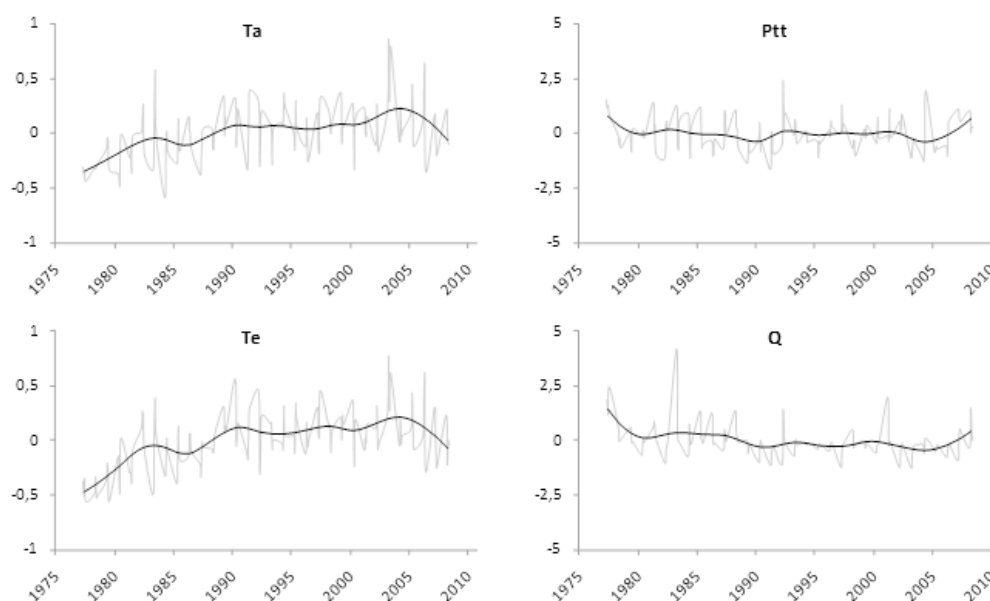


Figure 19 : Evolution des paramètres atmosphériques (Ta, Ptt) et hydroclimatiques (Te, Q) en période chaude entre 1977 et 2008 (courbes grises). Les tendances long-terme sont illustrées par un lissage loess utilisant une fenêtre de 30% des données (courbes noires).

B. Paramètres de qualité d'eau

Parmi les variables chimiques, O₂, pH et MES diminuent au cours du temps, faiblement mais de manière significative (Tableau 6 ; Figure 20). La concentration en oxygène dissous est réduite d'environ 0,8 mg/L entre 1977-1986 et 1999-2008 (de 11,0 à 10,2 mg/L), le pH de 0,3 unités (de 8,7 à 8,4) et les matières en suspension de 2,3 mg/L (de 29,1 à 26,8 mg/L). Alors que nous aurions pu nous attendre à une accentuation des phénomènes d'eutrophisation liée à la réduction des débits et à la hausse des températures (cf. introduction), PO₄³⁻ et Chloro chutent significativement au cours des trois décennies ($P < 0,001$ et $P < 0,05$, respectivement ; Tableau 6). En effet, la concentration en phosphates est réduite de deux tiers (de 0,15 à 0,05 mg/L ; Figure 20) et la concentration en chlorophylle de plus de 30 µg/L (de 88,6 à 56,0 µg/L ; Figure 20) entre la première décennie (1977-1986) et la dernière (1999-2008). De même, la DBO₅ chute presque de moitié entre 1988-1997 et 1999-2008 ($P < 0,001$; Tableau 6), passant de 5,7 à 3,0 mg/L. A l'inverse, seule la concentration en nitrates semble suivre les prévisions initiales, avec une hausse significative ($P < 0,05$; Tableau 6) d'environ 1,5 mg/L (de 3,6 à 5,1 mg/L ; Figure 20). Pour finir, la conductivité ne montre pas de tendance particulière ($P > 0,05$; Tableau 6), avec des valeurs qui fluctuent autour de 256 ± 27 µS/cm (Figure 20).

Tableau 6 : Résultats du test de tendance appliqué aux séries désaisonnalisées des paramètres chimiques en période chaude (mai-août).

Variable	Tendance	τ	P	Signif.
Cdté	-	-	0,385	o
O ₂	↘	-0,23	0,002	**
pH	↘	-0,24	0,035	*
MES	↘	-0,27	0,004	**
DBO ₅	↘	-0,36	<0,001	***
NO ₃ ⁻	↗	0,24	0,014	*
PO ₄ ³⁻	↘	-0,43	<0,001	***
Chloro	↘	-0,30	0,012	*

τ = Tau de Kendall ; *** $P < 0,001$, ** $P < 0,01$, * $P < 0,05$, o $P > 0,05$

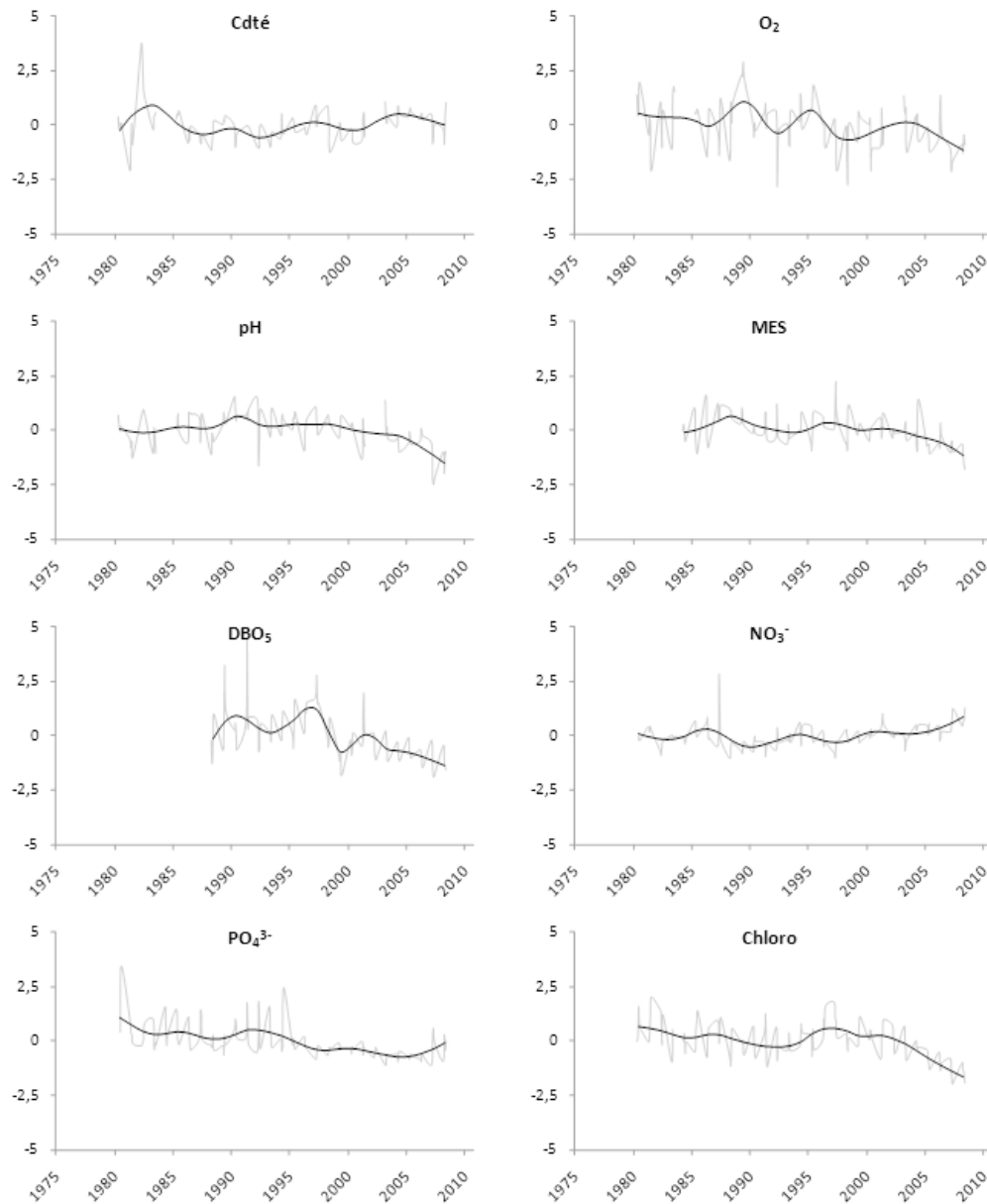


Figure 20 : Evolution des paramètres de qualité d'eau en période chaude entre 1977 et 2008 (courbes grises). Les tendances long-terme sont illustrées par un lissage loess utilisant une fenêtre de 30% des données (courbes noires).

IV. Effets relatifs des facteurs de forçage : changements globaux vs locaux

A. Changements globaux et facteurs hydroclimatiques

Les résultats issus de l'approche par modélisation font ressortir un lien étroit entre température de l'air et température de l'eau (Tableau 7 ; Figure 21), par ailleurs déjà bien connu (Webb *et al.*, 2003 ; Caissie, 2006 ; Webb *et al.*, 2008). Les radiations solaires chauffent l'air et l'eau *via* des processus similaires, mais il est également probable que les tendances au réchauffement des rivières reflètent les transferts de chaleur et la balance thermique à l'interface air/eau. Dans le cas de la Loire moyenne, ces mécanismes interviennent à hauteur de 80% dans l'augmentation de la température de l'eau (Tableau 7). De plus, il s'avère que la relation est quasi-linéaire (Figure 21a) puisque même un modèle logistique censé représenter la meilleure expression de la température de l'eau en fonction de la température de l'air (Mohseni *et al.*, 1998) n'améliore pas cette relation (Figure 21b).

Tableau 7 : Résultats des modèles de température de l'eau (Te) et de débit (Q) : Nulle = variance nulle (variance du modèle nul), %Ta = pourcentage de variance expliqué par la température de l'air, %Ptt = pourcentage de variance expliqué par les précipitations, Résiduelle = variance résiduelle, %expliqué = pourcentage total de variance expliqué par le modèle, F = F de Fisher, P = p-value.

Variable	Variance					Statistiques	
	Nulle	%Ta	%Ptt	Résiduelle	%expliqué	F	P
Te	8,64	80,1	-	1,72	80,1	254,256	<0,001
Q	60,70	4,0	18,0	47,35	22,0	11,749	<0,001

Etonnamment, les résultats des analyses de tendance montrent que la rivière est en moyenne plus chaude que l'atmosphère (en valeur absolue et en termes de tendances), alors que la seconde est supposée réchauffer la première. Ces observations inhabituelles peuvent être simplement dues à la fréquence des mesures, avec des moyennes journalières (avant homogénéisation au pas-de-temps mensuel) calculées à partir de valeurs tri-horaires. En effet, les variations intra-journalières de la température de l'air sont plus importantes en raison d'une capacité calorifique spécifique plus faible, et de ce fait, les valeurs nocturnes ont tendance à pondérer plus fortement les valeurs moyennes en ce qui concerne l'atmosphère. Par ailleurs, outre les échanges de chaleur avec l'atmosphère, la température de l'eau pourrait également être affectée par les transferts de chaleur par rayonnement, les échanges avec les eaux souterraines (cf. Figure 18) et l'évaporation. Une approche mécanistique utilisant les

flux de chaleur (« heat budgets ») serait donc nécessaire pour évaluer les tendances et les relations thermiques plus en détails.

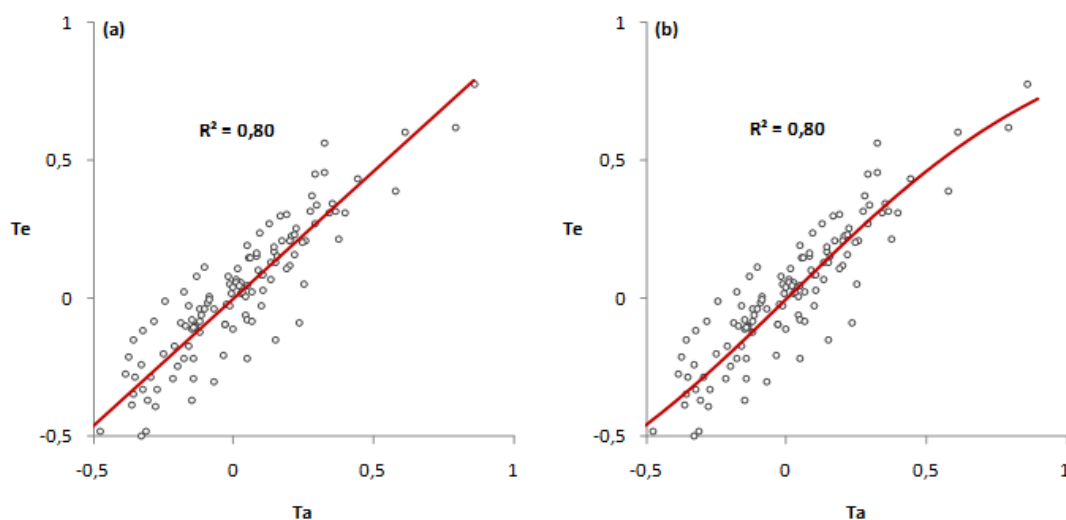


Figure 21 : Relations a) linéaire et b) logistique entre les séries désaisonnalisées de température de l'eau (Te) et de température de l'air (Ta) en période chaude.

Contrairement à la température de l'eau, le réchauffement atmosphérique est peu impliqué dans la diminution du débit, avec moins de 5% du patron hydrologique long-terme expliqués par l'augmentation de la température de l'air (Tableau 7). Les processus d'évaporation pourraient être impliqués dans cette relation et, le cas échéant, pourraient également avoir été sous-estimés par les prédictions utilisant la température de l'air, qui n'est pas obligatoirement un substitut adapté pour suivre de tels changements. Malheureusement, les données décrivant les processus d'évapotranspiration ne sont pas disponibles aux échelles spatiales et temporelles étudiées ici (en tout cas pas aisément). Les précipitations se trouvent donc être la principale variable explicative des évolutions du débit à hauteur de 18% (Tableau 7). Or, le réchauffement atmosphérique affectant probablement le régime local de précipitations (Allen & Ingram, 2002 ; Pierrehumbert, 2002), il se pourrait que la température de l'air soit également responsable, indirectement, d'une partie de cette relation. Néanmoins, quels que soient les mécanismes impliqués (directs ou indirects), le récent réchauffement de l'air n'intervient pas pour plus d'un tiers dans la tendance hydrologique observée sur la Loire moyenne.

D'autre part, les précipitations ne montrent pas de tendance significative au cours des 32 années (Tableau 5 ; Figure 19), de telle sorte que les relations entre température de l'air, débit et précipitations reflètent probablement davantage les fluctuations inter-annuelles que

les évolutions long-terme continues. Cela pourrait expliquer pourquoi la tendance pour le débit est relativement faible et fortement dépendante de la période considérée, contrairement à l'évolution constante et graduelle observée pour la température de l'eau. En outre, il se trouve que la chronique étudiée ici coïncide en grande partie avec une période exceptionnelle (i.e. seulement la deuxième depuis 1863) qui fait intervenir successivement plusieurs années hydrologiquement déficitaires, en particulier entre 1983 et 2007 (Figure 22). L'évolution long-terme du débit de la Loire est donc à considérer avec précaution et des investigations supplémentaires semblent nécessaires. Une analyse plus poussée des variations temporelles du régime hydrologique, basée sur des métriques spécifiques, pourrait notamment permettre de souligner des tendances significatives des événements extrêmes (crues, sécheresses) comme le suggèrent d'autres études (Arnell, 1999 ; Middelkoop *et al.*, 2001 ; Eckhardt & Ulbrich, 2003 ; Whitehead *et al.*, 2009).

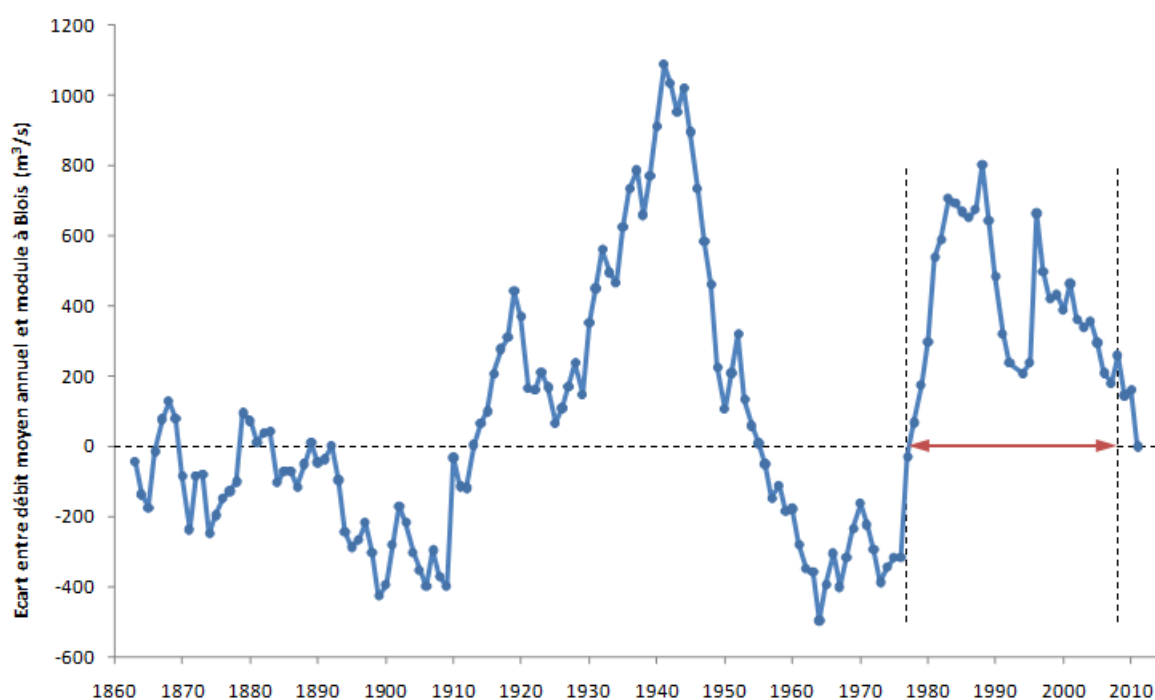


Figure 22 : Ecart entre débit moyen annuel et module à Blois sur la période 1863-2011 (courbe bleue ; données *DREAL Centre*). La période d'étude 1977-2008 est figurée par la flèche rouge. L'écart nul (ligne pointillée horizontale) correspond à la limite entre années hydrologiquement excédentaires (écart positif) et hydrologiquement déficitaires (écart négatif).

B. Changements globaux et paramètres de qualité d'eau

La modélisation des effets hydroclimatiques (Te et Q) sur les tendances d'évolution des paramètres de qualité d'eau montre que le débit intervient dans l'ensemble des modèles significatifs (ce qui exclut le modèle de conductivité), expliquant entre 9% (DBO₅) et 32% (pH) de la variance des facteurs chimiques (Tableau 8). Par contre, la température de l'eau ne présente d'effet significatif que sur les concentrations en nitrates, phosphates et chlorophylle-a (Tableau 8). De plus, elle contribue à moins de 9% de la variance pour ces trois paramètres, ce qui représente une proportion plus faible que celle expliquée par le débit (11-23%). De manière combinée, les facteurs hydroclimatiques interviennent, au mieux, pour un peu plus d'un tiers des tendances de qualité d'eau (pour PO₄³⁻ ; $P < 0,001$), les meilleurs modèles expliquant en moyenne seulement 20% (± 9) de la variance initiale des paramètres chimiques (Tableau 8). Cet effet relativement mineur des variables influencées par le climat sur la chimie de la Loire n'est pas un résultat surprenant dans la mesure où la majorité des paramètres de qualité d'eau présentent des tendances long-terme contraires à celles attendues dans le contexte de réchauffement climatique, dont les manifestations sont clairement mises en évidence ici. En particulier, on pouvait s'attendre à ce que la réduction du débit fluvial soit soutenue par des apports plus importants de la nappe (*a minima* en contribution relative), laquelle présente de fortes charges en éléments dissous (Bouraoui & Grizzetti, 2008). De même, des vitesses de courant plus faibles et des eaux plus chaudes étaient susceptibles de favoriser les conditions d'habitat physique et les taux métaboliques des organismes phytoplanctoniques (Picard & Lair, 2005).

Tableau 8 : Résultats des modèles de paramètres de qualité d'eau : Nulle = variance nulle (variance du modèle nul), %Te = pourcentage de variance expliqué par la température de l'eau, %Q = pourcentage de variance expliqué par le débit, Résiduelle = variance résiduelle, %expliqué = pourcentage total de variance expliqué par le modèle, F = F de Fisher, P = p-value.

Variable	Variance					Statistiques	
	Nulle	%Te	%Q	Résiduelle	%expliqué	F	P
Cdté	67,46	-	17,5	55,64	17,5	11,256	<0,001
O ₂	131,24	-	13,5	113,53	13,5	8,266	0,001
pH	64,70	-	32,3	43,79	32,3	25,299	<0,001
MES	72,01	-	4,5	68,78	4,5	2,302	0,105
DBO ₅	87,95	-	9,0	80,00	9,0	3,976	0,023
NO ₃ ⁻	24,28	4,0	13,2	20,10	17,2	7,679	<0,001
PO ₄ ³⁻	45,43	9,0	23,4	30,70	32,4	17,744	<0,001
Chloro	77,08	3,5	10,9	65,96	14,4	6,233	<0,001

C. Effets des changements locaux

En l'absence d'effet majeur des changements climatiques globaux sur le débit, nous avons cherché à distinguer un éventuel facteur de forçage à une échelle plus locale, le plus probable étant qu'il soit lié à une gestion anthropique de la ressource en eau sur le bassin de la Loire. Par exemple, les données de volume annuel de prélèvement pour l'irrigation montrent une forte corrélation (négative) avec le débit moyen calculé sur la période chaude (c. 60% ; Figure 23). Bien qu'établie à partir d'un faible nombre de valeurs en raison d'un pas-de-temps annuel et d'une chronique limitée (depuis 1999), cette relation est significative ($P < 0,01$) et donne une indication sur l'effet potentiel des activités humaines sur le patron hydrologique de la Loire.

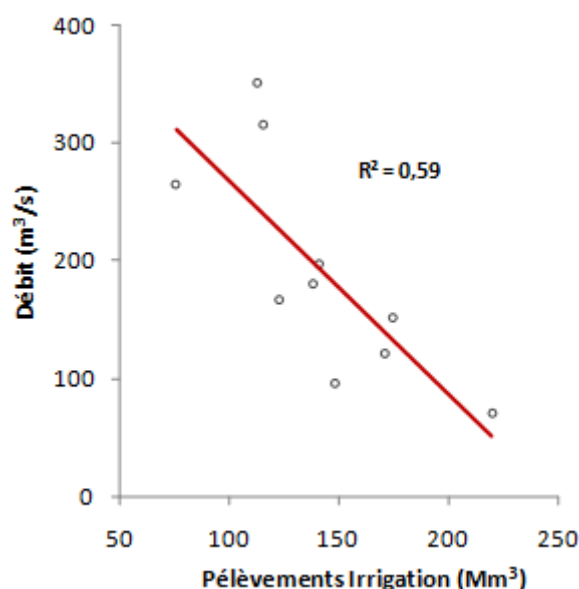


Figure 23 : Relation entre débit moyen en période chaude et prélèvements annuels pour l'irrigation.

Comme pour les autres grandes rivières européennes, les changements climatiques globaux s'expriment sur la Loire moyenne en même temps que d'autres altérations anthropiques exercées à l'échelle du bassin, en particulier l'usage des sols et les prélèvements d'eau pour les activités humaines (irrigation, eau potable et industrie). Les effets qui en résultent s'établissent probablement *via* des interactions complexes mais appréciables. D'une part, les précipitations estivales sont prédites en forte baisse en Europe sous l'influence du réchauffement global (Arnell, 1999 ; Eckhardt & Ulbrich, 2003), et la température de l'eau devrait continuer à s'élever avec des valeurs moyennes et des *maxima* plus importants en été.

D'autre part, la quasi-totalité (98% en moyenne) des prélèvements pour l'irrigation a lieu au cours de cette même période estivale, ce qui peut encore amplifier le phénomène. Néanmoins, les volumes totaux prélevés pendant l'étiage pour l'irrigation ou pour l'ensemble des activités ne représentent pas plus, respectivement, de 10 ou 20% (en 2003) du volume d'eau total de la Loire sur la période chaude. Si l'impact de ces activités n'est pas négligeable, elles ne constituent pas la cause principale de la réduction du débit observée ici. Etant donné qu'aucune tendance n'a été détectée pour les précipitations, l'augmentation de l'évaporation et/ou de la transpiration sur le bassin de la Loire reste l'hypothèse la plus plausible pour expliquer la majorité de la réduction long-terme du débit. Par conséquent, l'identification précise des facteurs globaux et locaux à l'origine des tendances hydrologiques nécessitent des investigations, des modélisations et des tests de scénarios plus détaillés, afin de guider les futurs programmes de gestion de la ressource en eau.

En ce qui concerne maintenant l'évolution de la qualité de l'eau de la Loire, les observations réalisées ci-avant laissent également supposer que des facteurs locaux, agissant à l'échelle du bassin versant, aient des effets plus importants que ceux imposés par les changements climatiques. La gestion locale de la qualité de l'eau est ainsi fortement impliquée dans les tendances observées. En particulier, l'augmentation du nombre et l'amélioration des performances des stations d'épuration (suite à la *Directive Eaux Résiduaires Urbaines* de 1991, 91/271/EEC) et l'interdiction d'utiliser du phosphore dans les poudres à lessiver (régie par une Convention française de 1989, et plus récemment par le Décret National n°2007-491 du 29 mars 2007) ont conduit à la réduction des apports de phosphore dans les eaux du fleuve. Par exemple, le nombre de personnes raccordées au réseau d'assainissement sur le bassin de la Loire a augmenté de 0,9 à 4,2 millions d'équivalents-habitants entre 1980 et 2008 (EH ; base de données *ERU 2009*), et cette évolution intervient pour plus de 80% dans la diminution de la concentration moyenne annuelle en phosphate (Figure 24a). Ces observations rejoignent notamment les recommandations qui avaient été faites par Mainstone & Parr (2002) quant au rôle primordial de la limitation des apports ponctuels de phosphore sur la réduction des apports globaux aux cours d'eau.

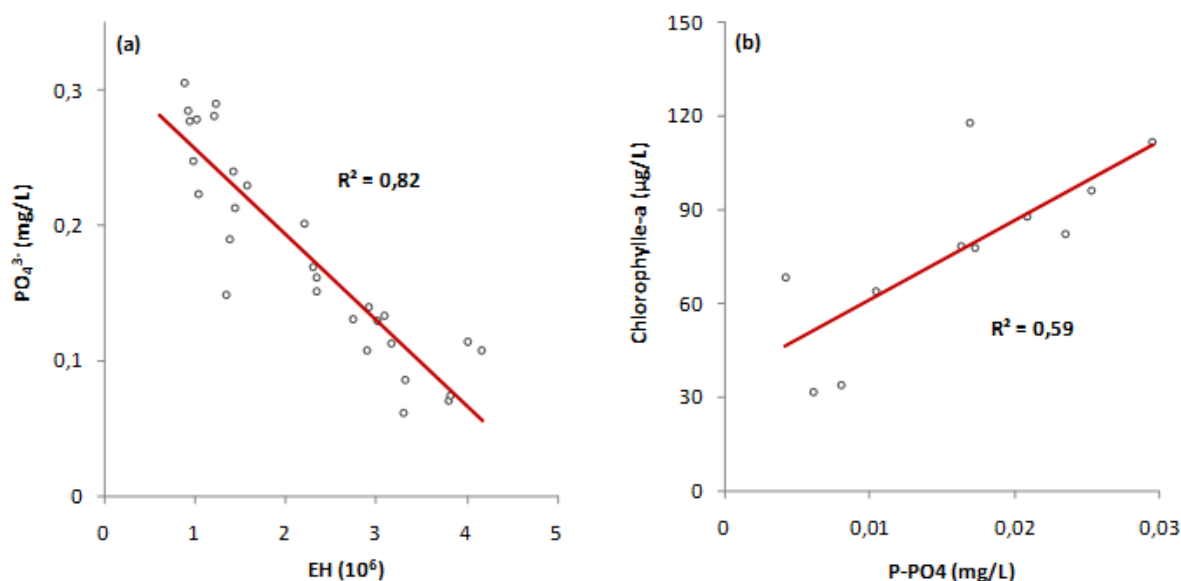


Figure 24 : a) Relation entre concentration moyenne annuelle en phosphates et nombre d'équivalents-habitants connectés au réseau d'assainissement. b) Relation en période chaude entre concentration moyenne en chlorophylle-a et concentration moyenne en P- PO_4 .

Par ailleurs, la diminution des concentrations en phosphate, jusqu'à des valeurs oscillant autour des 0,5 mg/L lors de la dernière décennie (1999-2008), apparaît suffisante pour avoir limité significativement le développement phytoplanctonique sur la Loire, avec des concentrations en chlorophylle inférieures à 10 $\mu\text{g/L}$ au cours des dernières années. Ces changements ont des effets bénéfiques évidents sur la réduction de l'eutrophisation, alors même que ce processus est actuellement considéré comme la principale source de pollution des eaux continentales (Mainstone & Parr, 2002 ; Hilton *et al.*, 2006). Récemment, en Grande-Bretagne, Bowes *et al.* (2011) ont décrit des évolutions similaires de la qualité de l'eau en réponse à une réduction des apports de phosphore provenant des stations d'épuration. De manière plus précise, on note que les changements en chlorophylle-a se sont accentués au milieu des années 90, ce qui coïncide avec une chute des concentrations en P- PO_4 en période chaude sous la barre des 30 $\mu\text{g/L}$, valeur identifiée dans plusieurs études comme seuil limitant pour le développement de la biomasse algale en eau douce (e.g. Westlake, 1981 ; Dodds *et al.*, 2002). Ces observations sont confirmées par les concentrations en P- PO_4 entre 1996 et 2006, inférieures à 30 $\mu\text{g/L}$, qui expliquent près de 60% de la réduction du phytoplancton en période chaude (Figure 24b). En ce qui concerne les années 2007 et 2008, il s'agit d'années hydrologiquement exceptionnelles pour une grande partie de l'Europe de l'Ouest, durant lesquelles les très forts débits ont constitué le principal facteur limitant pour la production algale des grandes rivières comme la Loire (Gosse, *comm. pers.*).

Une possible explication supplémentaire à la diminution des concentrations en chlorophylle sur la Loire pourrait être d'origine biologique (Descy *et al.*, 2012). En effet, la Corbicule (*Corbicula sp.*) a colonisé l'ensemble des grands bassins hydrographiques français en seulement 20 ans (Mouthon, 2000 ; Brancotte & Vincent, 2002), et est présente sur la Loire moyenne depuis le début des années 2000 grâce à l'établissement progressif de conditions favorables de température et de vitesse de courant (voir les chapitres suivants). Or, des travaux ont montré que le taux de filtration de ce bivalve (environ 25 ml/g/h) pouvait considérablement affecter les densités algales (Cohen *et al.*, 1984 ; Hwang *et al.*, 2004). Additionnés aux changements locaux vus précédemment, les effets de telles invasions biologiques constituent une source de complication supplémentaire à la compréhension des effets climatiques sur les cours d'eau.

Contrairement aux phosphates, les nitrates sont augmentation sur la Loire, mais l'effet des facteurs hydroclimatiques reste limité alors que les liens avec les changements de qualité d'eau cités ci-dessus sont hautement probables, *via* une production phytoplanctonique réduite et une incorporation limitée de l'azote à la biomasse algale (Schneider & Melzer, 2003 ; Jarvie *et al.*, 2006 ; Johnson *et al.*, 2009). Etant donné que les apports de nitrates, essentiellement d'origine agricole, sont décrits en hausse sur le bassin versant de la Loire (Bouraoui & Grizetti, 2011), la balance entre apports croissants et consommation réduite peut expliquer l'augmentation significative des concentrations en nitrates, notamment depuis les années 90. D'autre part, la diminution de l'activité photosynthétique associée à la réduction du phytoplancton semble affecter les teneurs en gaz dissous, une nouvelle fois peu liées aux variations hydroclimatiques. En effet, la concentration en oxygène suit une tendance à la baisse au cours des trois décennies, et le pH évolue vers une acidité plus importante, probablement en raison de teneurs croissantes en CO₂ (Neal *et al.*, 1998 ; Bowes *et al.*, 2011). Toutefois, dans le cas de l'oxygène, il se pourrait qu'une solubilité plus faible liée à une température de l'eau plus élevée soit en partie responsable de concentrations en O₂ moins importantes (cf. partie II).

V. Conclusion et perspectives

Bien que d'autres études aient précédemment été menées sur la Loire au sujet du régime thermique (Moatar & Gailhard, 2006 ; Gosse *et al.*, 2008), de l'hydrologie (Bontron *et al.*, 1999), de la composition chimique (Grosbois *et al.*, 2001), des nutriments (Meybeck *et al.*, 1988) et du plancton (Lair, 2001 ; Picard & Lair, 2005), celle présentée ici est, à notre connaissance, la première à évaluer simultanément l'ensemble de ces facteurs, à en décrire les changements long-terme sur trois décennies et à analyser les relations existantes entre les tendances observées.

Ces investigations illustrent comment le bassin de la Loire moyenne a été soumis au réchauffement atmosphérique progressif au cours des récentes décennies, avec pour conséquence directe l'augmentation de la température de l'eau, en particulier en période chaude. A l'inverse, les tendances observées pour les précipitations en période estivale sont faibles et insuffisantes pour être impliquées dans la diminution du débit observée pour la Loire, même si les effets de l'évapotranspiration peuvent avoir été sous-estimés. Par contre, une partie (limitée) de ces changements s'explique par les prélèvements pour l'irrigation sur le bassin, qui interviennent principalement durant cette période de l'année.

En dépit de ces manifestations des effets du changement climatique global et de ces tendances hydroclimatiques, semblables à celles observées sur d'autres bassins européens, les signes d'eutrophisation tendent à diminuer. L'amélioration des traitements d'épuration des eaux usées a, en effet, permis de réduire les concentrations en phosphore dans la Loire, limitant le développement du phytoplancton et se répercutant sur les tendances des autres paramètres chimiques. Une implication majeure pourrait être que les mesures réglementaires instaurées pour réduire les apports de phosphore aient contribué à masquer certains effets potentiellement néfastes du changement climatique sur la qualité d'eau.

Désormais, quelle que soit leur origine, il est essentiel d'évaluer les conséquences écologiques de ces tendances hydroclimatiques et de qualité d'eau. Afin de parfaire la compréhension des évolutions long-terme de la Loire, la dimension écosystémique doit être prise en compte, notamment pour mieux guider et adapter les actions de gestion et de restauration (par exemple dans le cadre de la DCE). La présente évaluation des tendances physico-chimiques va ainsi servir de base pour l'analyse des mécanismes impliqués dans la réponse biologique locale (des invertébrés) aux changements de température de l'eau, de débit et de qualité d'eau (chapitres suivants). Néanmoins, ces données révèlent également certaines des complexités et des difficultés existantes à identifier clairement les effets du changement

climatique sur les caractéristiques physico-chimiques et écologiques des grandes rivières, sujettes à des stress multiples et des interactions complexes entre sources de changements globales et locales.

**Réponses structurelles des communautés de
macroinvertébrés benthiques aux
changements à long-terme des conditions
abiotiques en grande rivière**

Les manifestations des effets du changement climatique sur la biodiversité à l'échelle du globe sont maintenant sans équivoque (Hughes, 2000 ; McCarty, 2001 ; Stenseth *et al.*, 2002 ; Walther *et al.*, 2002 ; Parmesan & Yohe, 2003 ; Root *et al.*, 2003 ; Thomas *et al.*, 2004 ; Wilson *et al.*, 2005 ; Harley *et al.*, 2006 ; Parmesan, 2006 ; Walther, 2010 ; Chen *et al.*, 2011). Parmi les écosystèmes affectés, les eaux douces sont particulièrement vulnérables aux fluctuations climatiques, notamment les systèmes lotiques (Poff *et al.*, 1997 ; Ricciardi & Rasmussen, 1999 ; Sala *et al.*, 2000 ; Heino *et al.*, 2009). Comme l'illustre le chapitre précédent, certaines données environnementales long-terme mettent d'ores-et-déjà en évidence un réchauffement significatif de nombreuses rivières à travers une large zone géographique [e.g. en Ecosse (Langan *et al.*, 2001), en France (Daufresne *et al.*, 2004), en Suisse (Hari *et al.*, 2006), en Autriche (Webb & Nobilis, 2007) ou en Angleterre (Durance & Ormerod, 2009)]. En outre, cette tendance a été particulièrement prononcée au cours des trois dernières décennies (IPCC, 2007). D'autre part, plusieurs études révèlent une saisonnalité exacerbée des régimes hydrauliques, avec des événements de crues et d'étiages plus fréquents, et démontrent, dans certains cas, une réduction consécutive des débits annuels moyens (Arnell, 1999 ; Middelkoop *et al.*, 2001 ; Nijssen *et al.*, 2001 ; Eckhardt & Ulbrich, 2003 ; Andersen *et al.*, 2006 ; Webb & Nobilis, 2007 ; Whitehead *et al.*, 2009 ; Schiermeier, 2011).

Or, les modifications des régimes thermiques et hydrauliques des rivières ont des conséquences écologiques profondes. En effet, la température de l'eau joue un rôle fondamental pour la survie, la croissance, le métabolisme, la phénologie et le comportement des organismes et pour les interactions biotiques (Durance & Ormerod, 2010 ; Walther, 2010 ; Wilby *et al.*, 2010 ; Woodward *et al.*, 2010 ; Yvon-Durocher *et al.*, 2010). De même, elle influence la production primaire et la décomposition des litières, affectant ainsi l'ensemble des flux énergétiques le long du continuum fluvial (Vannote *et al.*, 1980 ; Lecerf *et al.*, 2007 ; Barlocher *et al.*, 2008). Les variations de débit ont également des effets écologiques fondamentaux en intervenant directement sur la régulation de la diversité et de l'abondance des assemblages biotiques et des conditions d'habitat pour les organismes (Lake, 2000 ; Xenopoulos *et al.*, 2005 ; Brown *et al.*, 2007 ; Dewson *et al.*, 2007).

Un nombre croissant d'études s'est donc récemment intéressé aux conséquences des changements climatiques globaux sur différents organismes aquatiques, comme le plancton (Elliott *et al.*, 2006), les invertébrés (Hering *et al.*, 2009) et les poissons (Buisson *et al.*, 2008). Un des éléments cruciaux qui émergent de ce thème de recherche concerne l'acquisition de longues séries temporelles de données écologiques (Durance & Ormerod,

2009). Il y a une vingtaine d'années, Magnuson (1990) soulignait déjà l'intérêt de mener un programme de recherche en écologie long-terme (LTER pour « Long-Term Ecological Research) et la nécessité d'acquérir ces longues séries temporelles pour détecter les effets écologiques de phénomènes opérant à de larges échelles spatiales et sur de longues périodes de temps (concept de « Présent Invisible »). Néanmoins, de tels jeux de données sont encore rares et peu documentés, bien qu'ils soient particulièrement utiles pour évaluer les tendances écologiques, notamment lors de l'étude des assemblages de macroinvertébrés benthiques (Jackson & Füreder, 2006). Par exemple, plusieurs travaux ont mis en évidence une corrélation nette entre variations abiotiques induites par des changements climatiques (e.g. réchauffement, réduction de débit, événements extrêmes) et dérives temporelles des communautés d'invertébrés depuis des espèces spécialistes et sténoèces vers des espèces généralistes et euryèces, en particulier vis-à-vis des conditions d'habitat thermiques et hydrologiques (Fruget *et al.*, 2001 ; Daufresne *et al.*, 2004 ; Durance & Ormerod, 2007 ; Haidekker & Hering, 2008 ; Chessman, 2009).

Les changements de structure et de composition au sein des communautés sont considérés comme un signal intégrateur de l'ensemble des réponses écologiques possibles aux changements climatiques (i.e. effets sur la physiologie, la phénologie et la distribution et adaptations *in situ* ; Hughes, 2000). Néanmoins, dans certaines circonstances, ce signal peut être exacerbé, modéré ou potentiellement masqué par d'autres sources de changements environnementaux (e.g. Parmesan & Yohe, 2003 ; Daufresne *et al.*, 2007 ; Durance & Ormerod, 2009). Malheureusement, encore peu d'études ont été explicitement diligentées pour distinguer et quantifier les effets relatifs des stress multiples sur les écosystèmes aquatiques (Ormerod *et al.*, 2010). Cette lacune est probablement la conséquence directe des difficultés rencontrées pour traiter des facteurs de stress qui opèrent à des échelles de temps et d'espace variables (Heathwaite, 2010 ; Smol, 2010), interagissent selon de nombreux processus différents (Downes, 2010 ; Fausch *et al.*, 2010 ; Strayer, 2010) et provoquent des réponses écologiques complexes, souvent inattendues et imprévisibles (Davis *et al.*, 2010). Les écosystèmes des rivières de plaine sont parmi les plus susceptibles d'évoluer dans de tels contextes, étant donné qu'ils subissent directement les impacts de nombreux facteurs globaux et locaux qui s'appliquent sur leurs corridors, et qu'ils sont également affectés par ceux qui s'exercent sur les cours d'eau plus en amont et sur l'ensemble du bassin versant (e.g. (Tockner *et al.*, 2010). Les grandes rivières sont donc particulièrement concernées par les problèmes liés aux stress multiples, bien que cette question n'ait fait l'objet que de peu d'attention jusqu'à présent.

L'objectif de ce chapitre est donc de s'intéresser spécifiquement aux effets long-terme relatifs des changements globaux et locaux sur les communautés de macroinvertébrés benthiques en grands cours d'eau (voir encadré). Afin d'aborder cette problématique, nous avons utilisé des données de la Loire moyenne, forts des résultats du chapitre précédent qui nous ont permis de vérifier que ce fleuve s'inscrit bien dans un contexte multi-stress. En particulier, nous avons mis en évidence sur les trois dernières décennies (i) un réchauffement significatif de la température de l'eau concomitant à une réduction du débit et (ii) des actions de gestion qui ont conduit à l'amélioration locale de la qualité de l'eau par limitation des concentrations en phosphates et en chlorophylle-a, malgré une augmentation des concentrations en nitrates. D'une part, on s'attend donc à observer une réduction des abondances de taxons rhéophiles et sténothermes au profit des taxons limnophiles et eurythermes, en réponse aux changements hydroclimatiques globaux (e.g. Daufresne *et al.*, 2004). D'autre part, on s'attend également à ce que les tendances de qualité de l'eau sur la période d'étude confondent certains des effets hydroclimatiques, soit en accentuant (e.g. augmentation des concentrations en nitrates), soit en limitant (e.g. réduction des concentrations en phosphates et en chlorophylle-a) le déclin des taxons polluo-sensibles (e.g. Friberg *et al.*, 2010).

Pourquoi les macroinvertébrés benthiques ?

Les macroinvertébrés benthiques constituent un maillon primordial des réseaux trophiques aquatiques lotiques, à l'interface entre producteurs I et consommateurs au sommet de la chaîne alimentaire (III). D'une part, ils permettent d'accélérer les processus de dégradation de la matière organique allochtone (feuilles mortes, débris végétaux) en la dissociant en éléments plus fins, favorisant l'action des micro-organismes (bactéries et hyphomycètes). Un certain nombre de taxons, dits racleurs, se nourrissent également de la matière organique autochtone sous forme de biofilms épilithiques ou épiphytiques. D'autre part, les macroinvertébrés constituent un élément essentiel du régime alimentaire des poissons, dont la majeure partie de la nourriture est représentée par les jeunes stades d'invertébrés chez les alevins et les juvéniles ou par les larves et les adultes pour les classes d'âge supérieures. De plus, au même titre que les autres compartiments biologiques, les macroinvertébrés benthiques sont sensibles à la dégradation de la qualité des eaux, que ce soit par eutrophisation, par pollution métallique, par acidification, etc. Toute pollution entraîne alors une réduction de la diversité taxonomique et l'élimination des taxons les plus polluo-sensibles (Tachet *et al.*, 2006). La sensibilité des invertébrés aux diverses formes de dégradation du milieu se fait donc de manière différentielle, et ils sont capables, en conséquence, d'établir une réponse graduée à un large spectre de perturbations. C'est pourquoi ils sont utilisés comme indicateurs biologiques (ou bio-indicateurs) des pollutions des cours d'eau. Outre cette caractéristique et leur position critique au sein du réseau trophique des écosystèmes aquatiques, les macroinvertébrés sont souvent préférés aux autres groupes biologiques pour les raisons suivantes (Camargo *et al.*, 2004) : (i) ils sont ubiquistes, abondants et relativement faciles à collecter ; (ii) ils ont des durées de vie suffisamment longues pour intégrer l'évolution des conditions environnementales ; et (iii) ils sont relativement sédentaires et sont donc représentatifs des conditions locales. Par exemple, les invertébrés benthiques sont les plus utilisés en bio-évaluation aux Etats-Unis (dans la totalité des états contre deux tiers pour les poissons et un tiers pour les algues), en Asie et dans les pays en développement (Resh, 2007).

I. Données et méthodologie

A. Sites d'étude et données

La zone d'étude comprend les deux sites de Dampierre et Jargeau décrits dans le chapitre 2 (voir Figure 14). Comme précédemment, les mesures de température de l'eau et de débit sont disponibles au pas-de-temps journalier à Dampierre et les concentrations en nitrates, phosphates et chlorophylle-a au pas-de-temps mensuel à Jargeau.

En ce qui concerne les invertébrés, l'échantillonnage est réalisé au niveau de 2 stations (Figure 25), 4 fois par an entre les mois de mai et octobre, sur la période 1979-2008, dans le cadre du suivi réglementaire de la centrale de Dampierre. Les prélèvements ont été effectués selon le protocole IQBG entre 1979 et 1994 et selon le protocole normalisé IBGN entre 1995 et 2008 (voir encadré). Un changement d'opérateur a également eu lieu entre 1994 et 1995. Les taxons Hydrozoa, Bryozoa, Porifera, Hydrachnidia, Nematoda et Oligochaeta ont été supprimés des analyses pour éviter les biais d'identification et/ou de quantification, et le niveau d'identification des individus a été harmonisé à la famille.

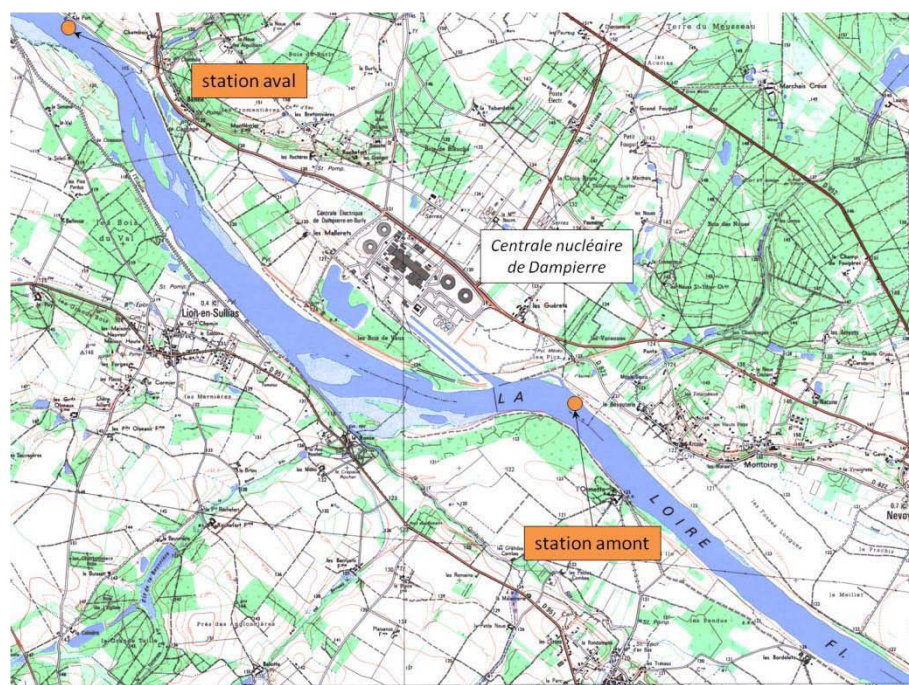


Figure 25 : Localisation des stations de prélèvements des macroinvertébrés benthiques en amont et en aval de la centrale nucléaire de Dampierre (carte IGN 1/25000).

Note sur les protocoles d'échantillonnage

Avant 1995, l'échantillonnage des invertébrés à Dampierre a été réalisé suivant le protocole IQBG, pour « Indice de Qualité Biologique Globale », défini par Verneaux *et al.* (1976). Cette méthode consiste à effectuer 6 prélèvements par station échantillonnée, 3 en faciès lotique et 3 en faciès lentique, à l'aide d'un filet de type Surber de surface de base $1/10^e$ de m^2 et de vide de maille 500 μm .

A partir de 1995, le protocole IQBG a été remplacé par le protocole IBGN, pour « Indice Biologique Global Normalisé » (norme NF T90-350 – AFNOR, 1992, révisée en 2004). Cette méthode consiste à effectuer 8 prélèvements par station échantillonnée, à l'aide d'un filet de type Surber de surface de base $1/20^e$ de m^2 et de vide de maille 500 μm . Les prélèvements sont ici définis de sorte à privilégier la capacité biogène des substrats échantillonnés, en tenant compte de la vitesse du courant.

La réduction de la surface totale d'échantillonnage induite par ce changement de protocole (i.e. de 0,6 m^2 à 0,4 m^2) a par ailleurs été prise en compte dans les analyses.

B. Analyses préliminaires

Afin d'obtenir des plans d'échantillonnage homogènes entre les différentes années et de limiter l'effet des dates de prélèvement marginales, tout en conservant un nombre de réplicats suffisamment élevé, nous avons défini 4 périodes (appelées « saisons ») comme suit : saison 1 = [5-30 juin] ; saison 2 = [5-30 juillet] ; saison 3 = [5-30 août] ; saison 4 = [10 septembre – 5 octobre]. Après avoir exclu les prélèvements effectués en-dehors de ces 4 saisons, le tableau faunistique représente un total de 100 campagnes réalisées sur les 2 stations entre 1979 et 2008 (soit plus de 3 campagnes par an en moyenne ; voir Annexe 3).

Une analyse d'inertie interclasses a ensuite été menée sur ce tableau dans le but d'ordonner les différentes sources de variabilité spatio-temporelles du jeu de données : années, saisons et stations (Tableau 9).

Tableau 9 : Parts d'inertie (pourcentages) du tableau faunistique apportées par les différents facteurs de variabilité, individuellement (diagonale) ou en interaction (reliquats = 11%).

	Année	Saison	Station	Protocole
Année	32			
Saison	30	5		
Station	10	1	2	
Protocole	0	3	1	5

On constate ainsi que la structure temporelle long-terme (années) apporte la plus grande part de variabilité dans la structure de la communauté (environ un tiers). La variabilité « saisonnière » est beaucoup moins marquée (5%) mais interagit de manière importante avec les variations inter-annuelles (30%). En ce qui concerne la variabilité spatiale, l'inertie apportée est relativement faible (2%) et les interactions avec les autres facteurs restent limitées ($\leq 10\%$). Etant donné le focus mis dans ce chapitre sur les variations temporelles et la grande similitude entre les relevés faunistiques des 2 stations (Figure 26), nous avons considéré la variabilité spatiale négligeable et les prélèvements réalisés lors d'une même campagne ont été agrégés. Pour finir, la même approche permet de montrer que les « biais » méthodologiques dus au changement de protocole/opérateur contribuent faiblement à la variabilité des données (autour de 5%) en comparaison des variations long-terme et saisonnières qui nous intéressent (près de 70% en inertie cumulée).

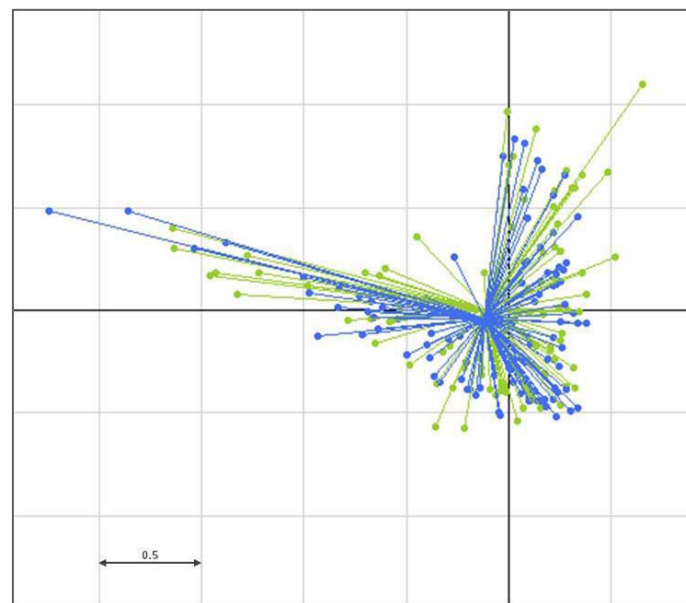


Figure 26 : Position des relevés effectués aux stations amont (vert) et aval (bleu) sur le plan d'une analyse factorielle des correspondances.

C. Analyses statistiques

1. Evolution de la communauté benthique

La richesse taxonomique (nombre de familles) de la communauté a été calculée à deux échelles de temps : pour chaque date d'échantillonnage (« richesses saisonnières ») et de manière globale pour chaque année (« richesse globale »). Ensuite, le tableau faunistique a été transformé en $\ln(x + 1)$ afin de normaliser les distributions d'abondance. Une Analyse Factorielle des Correspondances (AFC ; Benzecri, 1973 ; Greenacre, 1984) a été réalisée sur ce tableau d'abondances « ln-transformé », dont les taxons rares (i.e. avec une occurrence $\leq 2\%$ du nombre total d'échantillons) ont été exclus pour éviter une surestimation du poids des contributeurs marginaux dans l'analyse. Les scores « saisonniers » des deux premiers axes (CA1 et CA2) ont été sélectionnés et les moyennes annuelles calculées pour obtenir des scores « globaux ». Afin d'étudier l'évolution long-terme de ces trois métriques taxonomiques, l'ensemble des séries globales et saisonnières a été soumis à l'adaptation du test de tendance de Man-Kendall présentée dans le chapitre 2. J'ai choisi ici de ne pas présenter une analyse exhaustive des différentes métriques taxonomiques existantes et de cibler uniquement celles ayant montré des tendances d'évolution significatives au cours des trois dernières décennies (voir Annexe 4 pour des métriques supplémentaires).

Dans un second temps, nous avons réalisé une Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) sur les scores individuels des taxons sur le premier plan factoriel (CA1 x CA2) afin d'approfondir l'interprétation écologique des tendances observées. Pour cela, nous avons appliqué la méthode de Ward sur la matrice des distances euclidiennes calculées entre les taxons (Ward, 1963). La méthode de la « Phenon line » (Sneath & Sokal, 1973) a été utilisée pour sélectionner le nombre optimum de classes à définir selon un compromis entre perte minimale d'inertie et intérêt écologique maximal des groupes de taxons formés. Les abondances ln-transformées moyennes des groupes identifiés ont ensuite été calculées pour chaque date d'échantillonnage afin d'étudier leur évolution sur les trois décennies.

2. Temps de réponse des invertébrés

Afin de sélectionner des descripteurs pertinents des caractéristiques environnementales de la Loire, nous avons tenté d'évaluer la période de temps (moyenne) précédant les échantillonnages benthiques qui peut être considérée comme un intégrateur optimal du « temps de réponse » de la communauté d'invertébrés aux paramètres abiotiques du site. Premièrement, pour chaque date de prélèvement, nous avons calculé une valeur moyenne pour chacun des cinq paramètres (i.e. température, débit, nitrates, phosphates, chlorophylle-a) sur un nombre variable de jours avant cette date d'échantillonnage. Deuxièmement, chacune de ces valeurs a été divisée par la moyenne du paramètre correspondant calculée sur la même période de temps pour les trois décennies. Cette étape permet de désaisonnaliser les séries temporelles et de focaliser uniquement sur les tendances d'évolution long-terme. Troisièmement, nous avons utilisé des régressions polynomiales du second degré pour ajuster individuellement les métriques taxonomiques aux variations temporelles des paramètres environnementaux. Enfin, les valeurs individuelles de R^2 ajusté ont été extraites afin d'en déduire une valeur moyenne. Ces quatre étapes ont été répétées pour des périodes de temps allant de 1 à 225 jours. La période présentant la plus forte valeur moyenne de R^2 ajusté a été considérée comme le temps de réponse optimum de la communauté benthique aux facteurs abiotiques étudiés ici. Le test de tendance appliqué aux séries environnementales calculées selon ce temps de réponse optimum permet de s'assurer que les évolutions long-terme observées dans le chapitre précédent sont conservées malgré les différentes transformations.

3. Contributions des facteurs abiotiques aux tendances biologiques

Nous avons utilisé une approche par partitionnement hiérarchique de variance dans le but d'évaluer l'importance relative des effets des facteurs environnementaux sur la composition de la communauté d'invertébrés (représentée par les trois métriques taxonomiques et les abondances moyennes des groupes issus de la classification). Cette méthode permet de calculer la contribution relative de chaque « prédicteur » environnemental à la variance totale de la variable dépendante, à la fois de manière indépendante et en interaction avec les autres facteurs, tout en limitant les problèmes de multi-colinéarité couramment rencontrés avec les approches classiques de régression multi-variée (Mac Nally, 2002).

II. Tendances d'évolution à long-terme de la communauté d'invertébrés

A. Evolution globale de la structure et de la composition de la communauté

La richesse taxonomique à Dampierre suit une augmentation globale sur la période 1979-2008 (Figure 27 ; Tableau 10), passant en moyenne de 32 à 55 familles d'invertébrés entre la première décennie (1979-1988) et la dernière (1999-2008). Malgré une décroissance opérée après l'année 2003, cette tendance reste très fortement significative ($P < 0,001$). La richesse totale sur les trente ans est de 102 taxons (voir Annexe 5), avec un nombre minimal de familles échantillonnées sur une année observé en 1979 (11 taxons) et un nombre maximal de taxons atteint en 2003 (65 taxons). Par ailleurs, le patron global de richesse sur la période 1979-2008 est assez homogène entre les quatre saisons, avec une augmentation très significative (*a minima* $P < 0,01$) à l'exception de la saison 3 (Figure 27 ; Tableau 10).



Figure 27 : Evolution long-terme de la richesse taxonomique globale (courbe noire) et saisonnière (barres d'erreur standard) à Dampierre.

L'AFC révèle également des tendances long-terme de la composition de la communauté. Vingt-quatre pourcent de l'inertie totale du tableau d'abondances ln-transformées des taxons est expliqué par le premier plan factoriel, équitablement distribué entre le premier (CA1) et le deuxième (CA2) axes (13 et 11%, respectivement). Les scores moyens annuels sur CA1 suivent une augmentation significative ($P < 0,01$) sur la période 1979-2008 (Figure 28a ; Tableau 10). Plus précisément, les scores augmentent fortement les 15 premières années (1979-1993 ; $P < 0,001$), puis restent plutôt stables les 15 années suivantes (1994-2008 ; $P > 0,05$). De plus, les évolutions observées pour chaque saison sont

cohérentes avec cette tendance long-terme globale (Figure 28a ; Tableau 10). Néanmoins, les scores saisonniers révèlent également un changement des profils de courbe. En effet, les scores et les taux de variations temporelles sont assez variables entre les quatre saisons lors des 15 premières années – la saison 1 étant clairement différente des autres en raison des scores plus faibles et d’une croissance plus prononcée – alors que toutes les courbes sont stables et très similaires tout au long de la deuxième période de 15 ans (Figure 28a).

Tableau 10 : Résultats des tests de tendance appliqués aux métriques taxonomiques (Tau = Tau de Kendall; P = p-value; *** $P < 0,001$, ** $P < 0,01$, * $P < 0,05$, o $P > 0,05$).

Métrique	Période	Tendance	Tau	P	Signif.
Richesse	Globale	↗	0,65	<0,001	***
	Saison 1	↗	0,58	<0,001	***
	Saison 2	↗	0,60	0,004	**
	Saison 3	-	0,25	0,110	o
	Saison 4	↗	0,49	0,001	**
CA1	Globale	↗	0,69	0,001	**
	Saison 1	↗	0,66	<0,001	***
	Saison 2	↗	0,66	<0,001	***
	Saison 3	-	0,41	0,051	o
	Saison 4	↗	0,49	0,001	**
CA2	Globale	-	0,28	0,217	o
	Saison 1	-	0,16	0,493	o
	Saison 2	-	0,36	0,108	o
	Saison 3	↗	0,61	<0,001	***
	Saison 4	↗	0,47	0,016	*

Alors que la variabilité saisonnière des scores sur CA2 est relativement constante sur les trois décennies, la distinction des deux périodes de 15 ans (1979-1993 et 1994-2008) est encore plus nette que pour CA1 (Figure 28b). De manière cohérente, l’ensemble des patrons temporels (global et saisonniers) met en évidence une diminution faible mais significative ($P < 0,01$; à l’exception de la saison 3) des scores sur CA2 au cours des 15 premières années, suivie par une forte augmentation ($P < 0,01$) lors des 15 années suivantes. Cette inversion de tendance a pour conséquence une absence d’évolution significative des scores globaux et de ceux des saisons 1 et 2 au cours des trois décennies. Dans le cas des saisons 3 et 4, il se trouve que les données disponibles sont distribuées de telle sorte que le poids de la période 1994-2008 (et des augmentations associées des scores sur CA2) est surestimé, ce qui conduit à des tendances « faussement significatives » (Tableau 10).

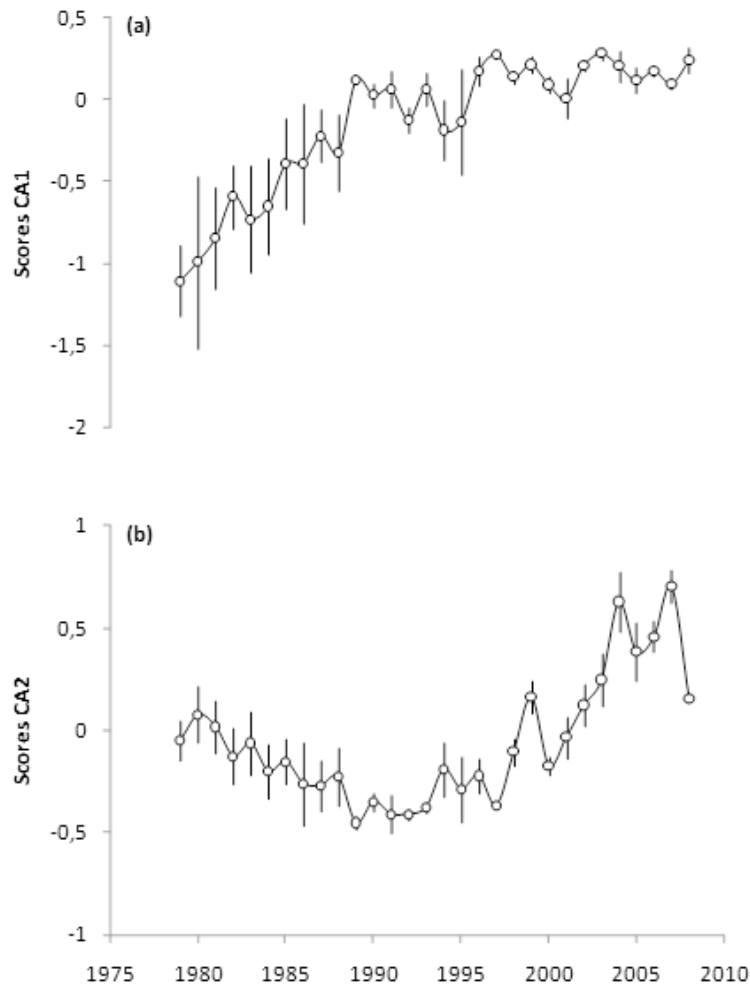


Figure 28 : Evolution long-term des scores globaux (courbes noires) et saisonniers (barres d'erreur standard) sur les axes (a) CA1 et (b) CA2 définis par l'AFC du tableau d'abondances ln-transformées.

En ce qui concerne la distinction des deux périodes de 15 ans, d'aucun pourrait penser qu'elle constitue un artefact dû à la concomitance (à 1 an près) avec le changement de protocole et d'opérateur. Cependant, l'analyse préliminaire d'inertie interclasses a montré que cette variabilité reste négligeable au regard de l'inertie apportée par les variations temporelles. De plus, des tendances significatives sont mises en évidence au sein de chacune de ces périodes. Cette variabilité méthodologique pourrait éventuellement être responsable d'une « scission » d'une tendance potentiellement continue sur les 30 ans et finalement projetée sur CA1 pour sa première partie et sur CA2 pour la seconde. Les résultats qui suivent seront analysés en conséquence et nous verrons que ce biais éventuel ne remet pas en question les tendances d'évolution globales de la communauté d'invertébrés.

B. Variabilité taxonomique des patrons d'évolution

L'analyse de classification (CAH) permet d'identifier sept groupes d'invertébrés qui s'ordonnent de manière chronologique sur le plan factoriel (Figure 29). La composition taxonomique de ces groupes est donc étroitement liée aux profils d'abondance des taxons au cours de la période d'étude (Figure 30 ; voir Annexe 6 pour les évolutions par taxon). Ainsi, le groupe 1 est exclusivement composé des Chloroperlidae, des Perlodidae (Plecoptera) et des Oligoneuriidae (Ephemeroptera) (Figure 29, Figure 31). Ces taxons ne sont présents que lors des six premières années, en faibles proportions, puis disparaissent, à l'exception d'effectifs marginaux en 2008 (Figure 30). Le groupe 2 comprend 6 familles d'invertébrés (Figure 29), dont les Ephemerellidae, les Heptageniidae, les Polymitarcyidae et les Potamanthidae (Ephemeroptera ; Figure 31). Bien que l'abondance annuelle moyenne de ce groupe soit plus variable que celle du groupe 1, elle a plutôt tendance à diminuer au cours des trois décennies (Figure 30). Le groupe 3 est, lui, situé à proximité de l'origine du plan factoriel (Figure 29). Il peut être considéré comme le noyau de la communauté, composé de taxons qui présentent des effectifs importants tout au long de la période 1979-2008 (e.g. Chironomidae, Gammaridae ; Figure 31), avec une augmentation graduelle de l'abondance au cours du temps (Figure 30). Le groupe 5 se projette également près de l'origine (Figure 29), avec un profil similaire d'évolution de l'abondance moyenne, dont les valeurs absolues sont cependant plus faibles (Figure 30). Le groupe 4 est assez proche des groupes 3 et 5 sur le plan factoriel (Figure 29), mais présente une courbe d'abondance en forme de cloche. Il contient des familles d'invertébrés taxonomiquement et écologiquement assez variées mais avec des distributions temporelles similaires, à savoir de faibles abondances dans les premières années, une augmentation vers un *maximum* atteint au milieu des années 90, puis un déclin jusqu'à des effectifs réduits ou nuls dans les dernières années (Figure 30). Pour finir, les groupes 6 et 7 sont composés, respectivement, de 9 et 8 taxons dont plusieurs familles de Trichoptera [Beraeidae, Brachycentridae, Limnephilidae, Sericostomatidae (groupe 6), Glossosomatidae, Philopotamidae (groupe 7)] et d'Ephemeroptera [Ephemeridae (groupe 6), Leptophlebiidae (groupe 7)] (Figure 31). Ces deux groupes comprennent également des Diptera [Dolichopodidae (groupe 6), Stratiomyidae (groupe 7)], des vers [Planariidae (groupe 6), Hirudidae (groupe 7)], ainsi que des espèces invasives [Athyidae, Corbiculidae (groupe 6)] (Figure 31). Ils suivent des patrons d'abondance moyenne similaires avec des taxons absents pendant au moins une décennie, recensés la première fois après 1990 pour le groupe 6 ou après 1995 pour le groupe 7, et depuis en augmentation forte et constante (Figure 30).

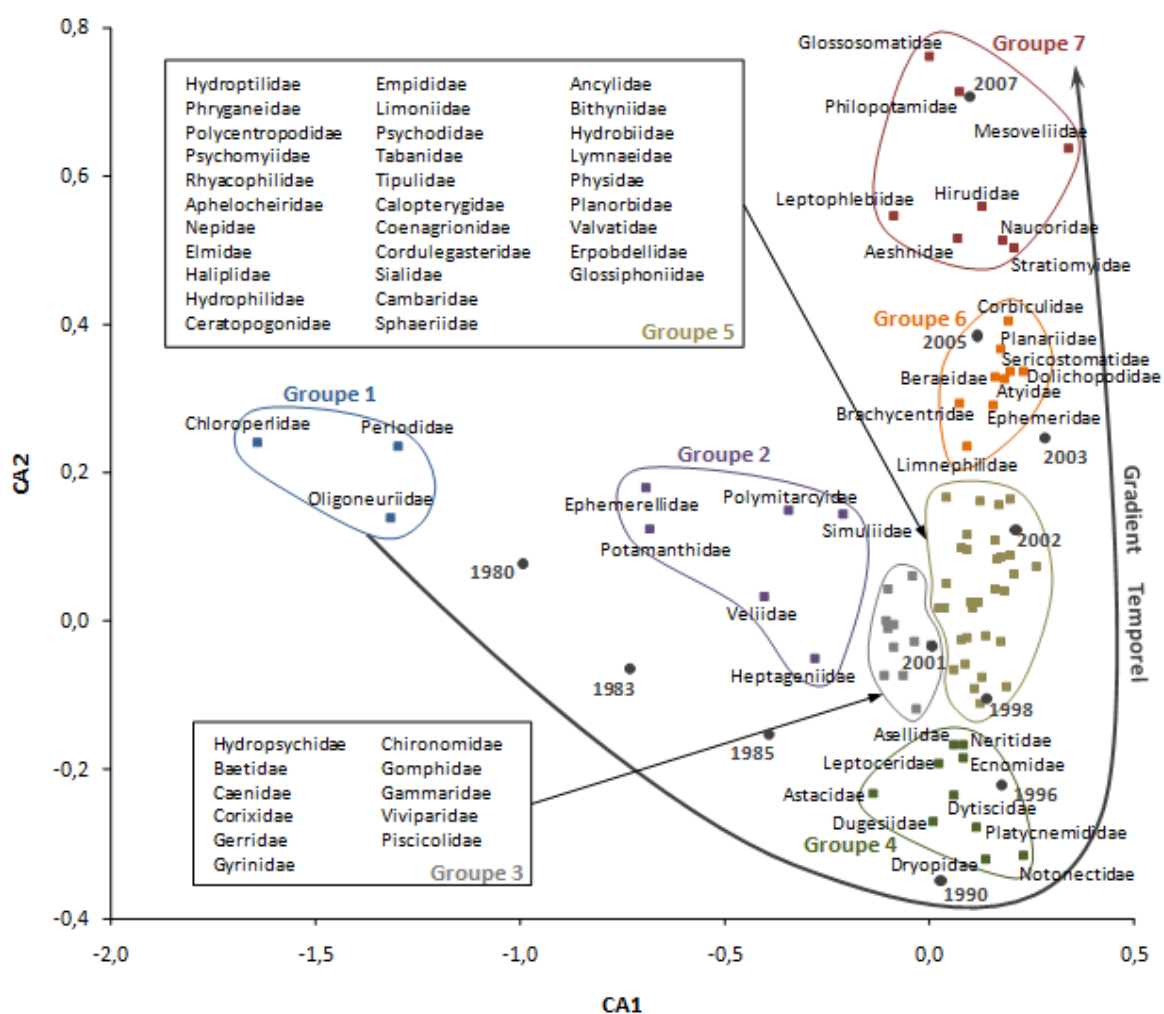


Figure 29 : Position des relevés sur le premier plan factoriel de l'AFC (CA1-CA2) et composition taxonomique des sept groupes d'invertébrés définis par classification.

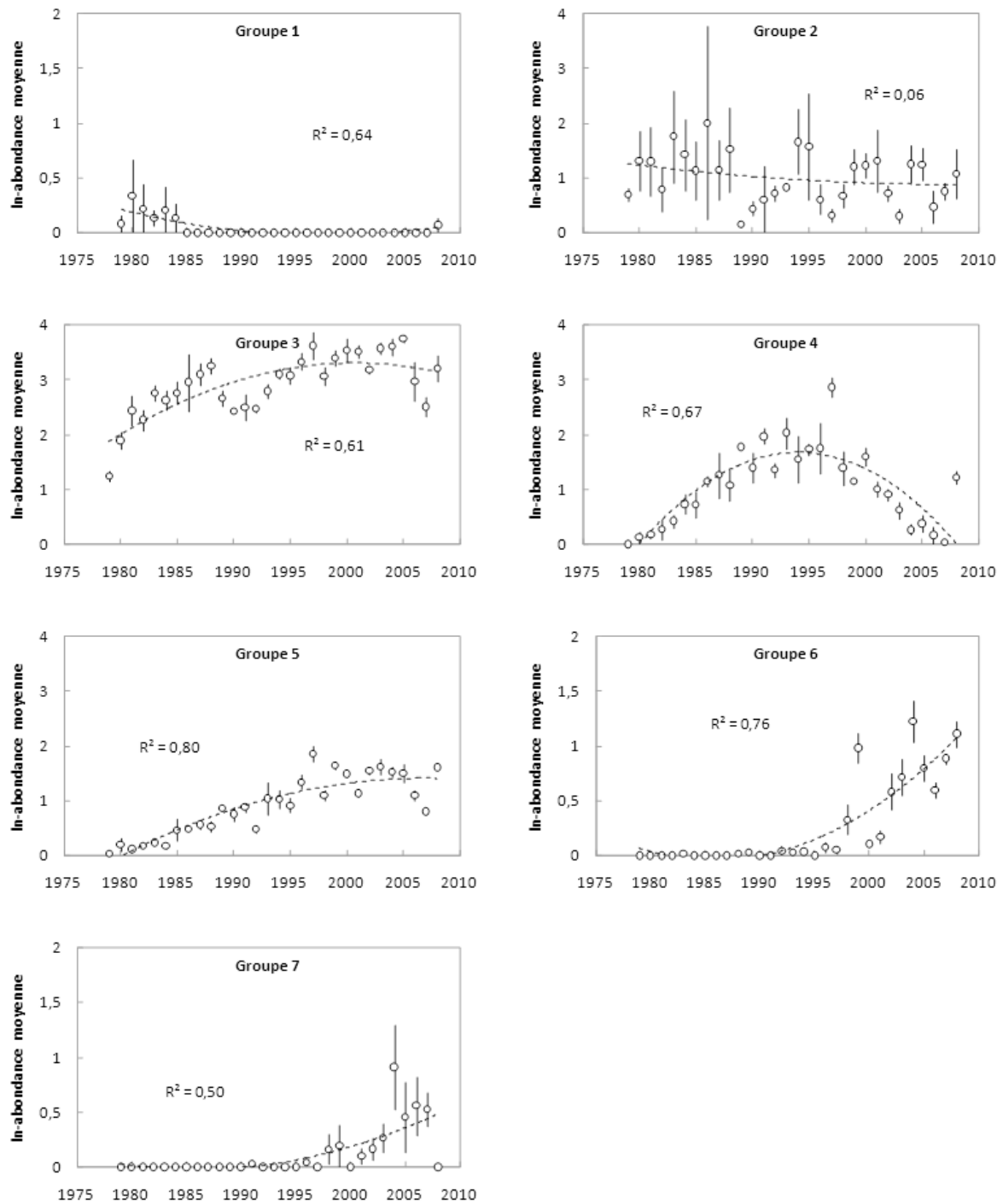


Figure 30 : Evolution long-terme des abondances (ln-transformées) moyennes annuelles des sept groupes d'invertébrés. Les barres d'erreur représentent les variations saisonnières des abondances des groupes pour chaque année. Les tendances générales sont illustrées par les courbes de régression (polynôme du second degré) et les coefficients R^2 associés.

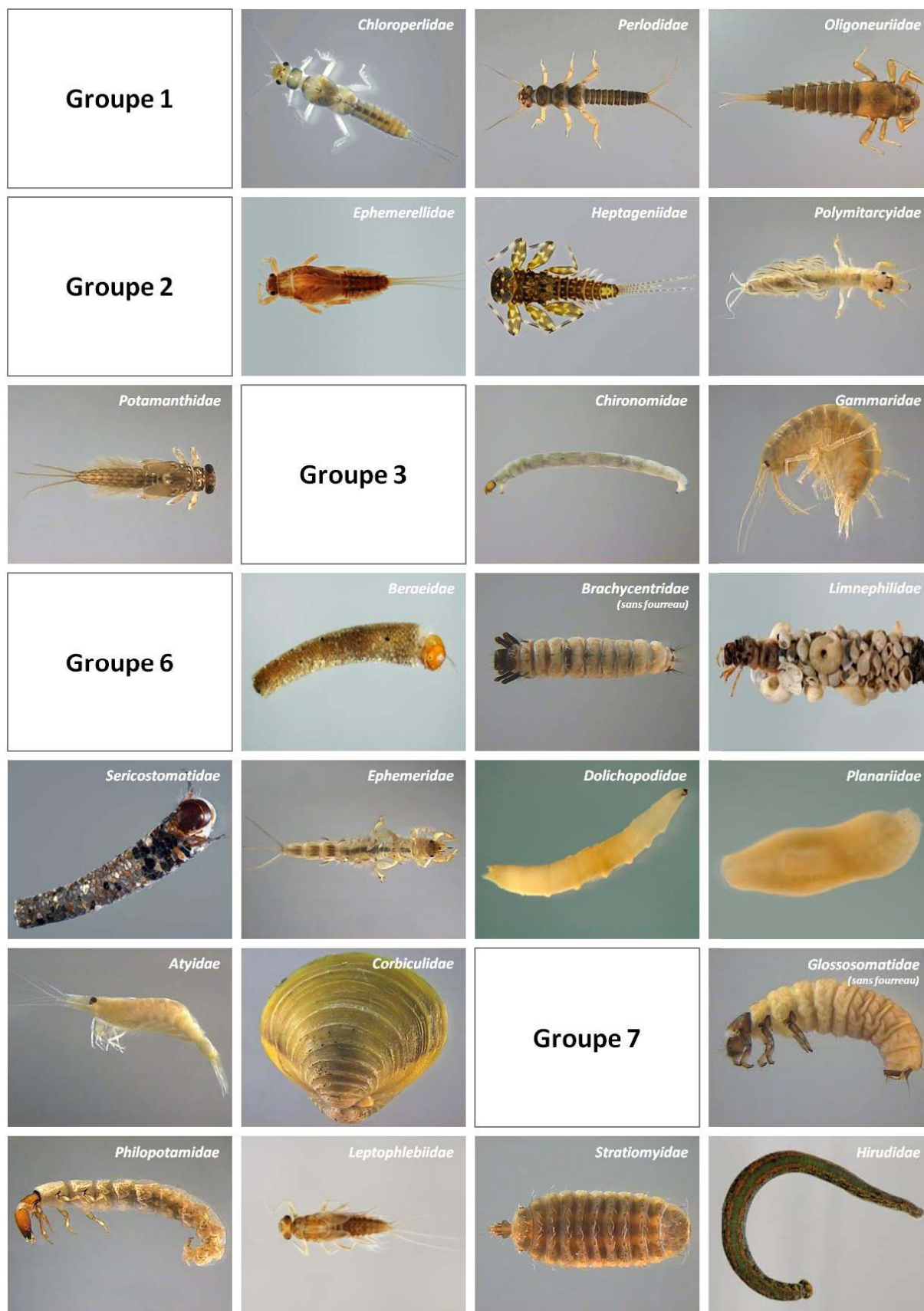


Figure 31 : Illustrations des principaux taxons mentionnés dans le texte (crédit photo : Perla DREAL Auvergne).

C. Interprétation écologique des changements de la communauté

La procédure de classification appliquée à la communauté d'invertébrés sur l'ensemble de la chronique d'étude met en évidence la distribution de groupes de taxons le long d'un gradient temporel, en lien avec l'évolution long-terme des profils d'abondance (Figure 29). Alors que de nombreux Ephemeroptera présentent des abondances décroissantes au cours des 30 ans, les Plecoptera disparaissent durant les premières années. Les taxons affectés sont généralement psychrophiles, polluo-sensibles et caractéristiques des eaux (très) courantes et bien oxygénées. Ils sont le plus souvent associés (i) à des scores élevés de BMWP (Biological Monitoring Working Party ; Hawkes, 1997) et (ii) à des groupes qui correspondent à un faible score individuel de LIFE (Lotic Index for Flow Evaluation ; Extence *et al.*, 1999). Ainsi, les Chloroperlidae, les Perlodidae, les Ephemerellidae, les Heptageniidae et les Potamanthidae présentent un score de BMWP de 10 (les scores allant de 1 à 10 par ordre de sensibilité croissante aux pollutions organiques). De même, les Chloroperlidae, les Perlodidae et les Heptageniidae appartiennent au groupe I du LIFE et les Ephemerellidae au groupe II (les groupes allant de I pour les taxons caractéristiques des plus forts courants à V pour ceux typiques des eaux stagnantes). Bien que ces indices n'aient pas nécessairement été conçus pour les mêmes taxons (au niveau genre ou espèce) que ceux rencontrés sur la Loire moyenne, ils sont assez pertinents dans la description des exigences écologiques élevées des familles en déclin. Par exemple, les espèces d'Oligoneuriidae, de Polymitarcyidae, de Potamanthidae et de certains Heptageniidae, couramment considérées comme des organismes polluo-sensibles et caractéristiques des grandes rivières, ont fait l'objet de diminutions drastiques dans de nombreux grands cours d'eau européens (e.g. Usseglio-Polatera & Bournaud, 1989). De plus, bien que la plupart des Perlodidae et des Chloroperlidae vivent au niveau des têtes de bassins, certaines espèces sont capables de coloniser les parties basses des rivières, même en étant sensibles aux polluants. Ces taxons sont également sensibles à la qualité d'eau globale (Tachet *et al.*, 2006) et, dans le cas présent, ont disparu dès le milieu des années 80 de la Loire à Dampierre.

A l'inverse, l'analyse de classification révèle la colonisation et le développement de taxons plus euryèces et polluo-tolérants au cours des dernières années de la période d'étude. Par exemple, les Dolichopodidae (Diptera) ou les Planariidae (Turbellaria) sont apparus au début des années 90, suivis des Mesoveliidae, des Naucoridae (Heteroptera), des Stratiomyidae (Diptera) ou des Hirudidae (Achaeta) quelques années plus tard (après 1995). Contrairement aux Plecoptera et aux Ephemeroptera, ces taxons sont typiquement

eurythermes et limnophiles, tolérant une large gamme de conditions de qualité d'eau, y compris des faibles concentrations en oxygène et d'importantes pollutions chimiques. Cette forte adaptation à la résistance est bien reflétée par leur appartenance à des groupes « élevés » du LIFE (groupes IV ou V) et par leurs faibles scores de BMWP (≤ 5). D'autre part, les résultats mettent en évidence une colonisation de la Loire à Dampierre par des espèces invasives comme *Atyaephyra desmarestii* (Atyidae) et *Corbicula sp.* (Corbiculidae). Le bivalve *Corbicula sp.* (voir Figure 31) a maintenant envahi l'ensemble des grands bassins hydrographiques français en seulement 20 ans (Mouthon, 2000 ; Brancotte & Vincent, 2002), recensé pour la première fois sur la Loire moyenne au début des années 2000. De même, la crevette méditerranéenne *Atyaephyra desmarestii* (voir Figure 31) a été observée dans plusieurs grandes rivières en France (e.g. Rhône, Moselle, Saône) depuis plusieurs décennies (Tachet *et al.*, 1988 ; Devin *et al.*, 2005b ; Khalanski *et al.*, 2008). Ces deux taxons sont typiques des eaux lenticues à stagnantes et plutôt thermophiles, même s'ils tolèrent de larges gammes de températures. Pour finir, l'abondance relative de la plupart des taxons eurytopes, qui sont aussi le plus souvent euryèces, a augmenté de manière significative au cours des trois décennies. Sur cette période, le nombre de taxons qui sont apparus à Dampierre reste également plus élevé que ceux ayant disparu, conduisant à une augmentation progressive de la richesse taxonomique (au niveau famille) entre 1979 et 2008. Cette tendance, en particulier le faible nombre de familles disparues, reste cohérente avec les caractéristiques écologiques des macroinvertébrés qui vivent dans les systèmes de rivières de plaine, généralement plutôt tolérants aux stress multiples, y compris au réchauffement des eaux (en comparaison des ruisseaux d'altitude par exemple).

III. Effets des changements environnementaux sur la communauté d'invertébrés

A. Tendances environnementales et temps de réponse des macroinvertébrés

Calculée à partir des corrélations individuelles entre métriques taxonomiques et paramètres environnementaux moyennés sur différentes périodes de temps avant les prélèvements d'invertébrés (cf. partie I.C.2), la plus forte relation globale est observée pour un délai de 126 jours (Figure 32). En conséquence, nous avons considéré le meilleur « temps de réponse » de la communauté benthique aux changements environnementaux comme étant égal à cette période d'environ 4 mois. Pour la suite des analyses, nous avons donc utilisé les moyennes des variables environnementales calculées sur ce laps de temps (appelées T126 pour la température, Q126 pour le débit, N126 pour les nitrates, P126 pour les phosphates et C126 pour la chlorophylle-a).

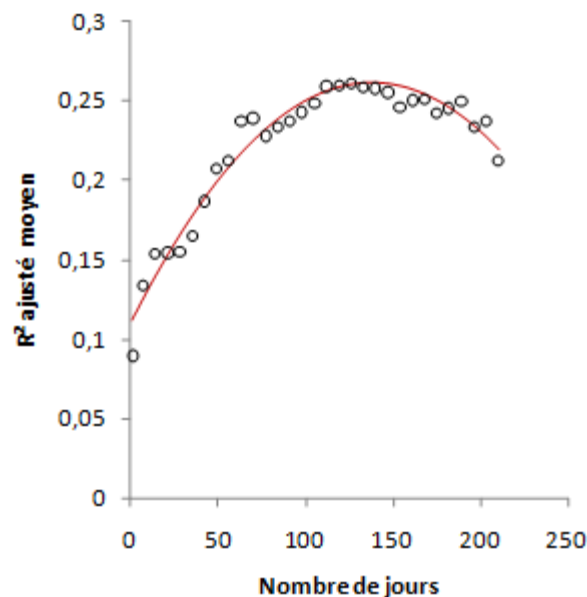


Figure 32 : Réponse des invertébrés (représentée par la valeur de R^2) aux variables environnementales en fonction du nombre de jours précédant les dates d'échantillonnage (voir la partie I.C.2 pour les détails concernant les méthodes de calcul).

Par ailleurs, les résultats du test de tendance sont cohérents avec les observations réalisées lors du précédent chapitre et sur lesquelles nous avons fondé nos hypothèses (Figure 33 ; Tableau 11). En effet, la température de l'eau à Dampierre suit bien une augmentation globale au cours des trois décennies [$P < 0,001$; c. $+0,9^{\circ}\text{C}$, passant en moyenne de $12,8^{\circ}\text{C}$ durant la première décennie (1979-1988) à $13,7^{\circ}\text{C}$ durant la dernière décennie (1999-2008)], avec la période 1979-1993 soutenant un taux de réchauffement plus important ($P < 0,001$) et la période 1994-2008 révélant des températures plus stables ($P > 0,05$). A l'inverse, le débit diminue sur les 30 années (c. $-80 \text{ m}^3/\text{s}$, de 387 à $305 \text{ m}^3/\text{s}$). Bien que la tendance globale ne soit pas significative ($P > 0,05$) en raison d'une année 2008 très pluvieuse, la réduction du débit l'est sur la période 1979-2007 ($P < 0,05$) en dépit d'une variabilité inter-annuelle forte. Les paramètres de qualité d'eau évoluent également dans le sens de nos prédictions. Les concentrations en nitrates augmentent graduellement au cours des trois décennies ($P < 0,01$; c. $+2,5 \text{ mg/L}$, de $6,3$ à $8,8 \text{ mg/L}$), alors que les concentrations en phosphates et en chlorophylle présentent un déclin significatif sur la même période ($P < 0,001$ et $P < 0,05$, respectivement), avec une réduction substantielle depuis 1990 pour les premiers (c. $-0,15 \text{ mg/L}$, de $0,26$ à $0,10 \text{ mg/L}$) et depuis 1995 pour la seconde (c. $-25 \text{ }\mu\text{g/L}$, de $54,4$ à $29,3 \text{ }\mu\text{g/L}$). De plus, toutes les tendances globales hydroclimatiques et de qualité d'eau observées sont corroborées par les patrons saisonniers, même si quelques évolutions testées ne sont pas significatives (Figure 33 ; Tableau 11).

Tableau 11 : Résultats des tests de tendance appliqués aux variables environnementales (Tau = Tau de Kendall; P = p-value; *** $P < 0,001$, ** $P < 0,01$, * $P < 0,05$, o $P > 0,05$).

Variable	Période	Tendance	Tau	P	Signif.
T126	Globale	↗	0,47	<0,001	***
	Saison 1	↗	0,41	0,002	**
	Saison 2	↗	0,54	<0,001	***
	Saison 3	-	0,23	0,248	o
	Saison 4	↗	0,38	0,014	*
Q126	Globale	-	-0,23	0,077	o
	Saison 1	-	-0,22	0,097	o
	Saison 2	↘	-0,29	0,032	*
	Saison 3	-	0,06	0,717	o
	Saison 4	-	-0,22	0,150	o
N126	Globale	↗	0,35	0,008	**
	Saison 1	↗	0,26	0,006	**
	Saison 2	↗	0,37	0,009	**
	Saison 3	↗	0,49	0,002	**
	Saison 4	-	0,30	0,053	o
P126	Globale	↘	-0,62	<0,001	***
	Saison 1	↘	-0,69	<0,001	***
	Saison 2	↘	-0,62	<0,001	***
	Saison 3	↘	-0,54	<0,001	***
	Saison 4	↘	-0,50	0,002	**
C126	Globale	↘	-0,34	0,015	*
	Saison 1	-	-0,22	0,108	o
	Saison 2	↘	-0,34	0,014	*
	Saison 3	↘	-0,43	0,047	*
	Saison 4	↘	-0,57	<0,001	***

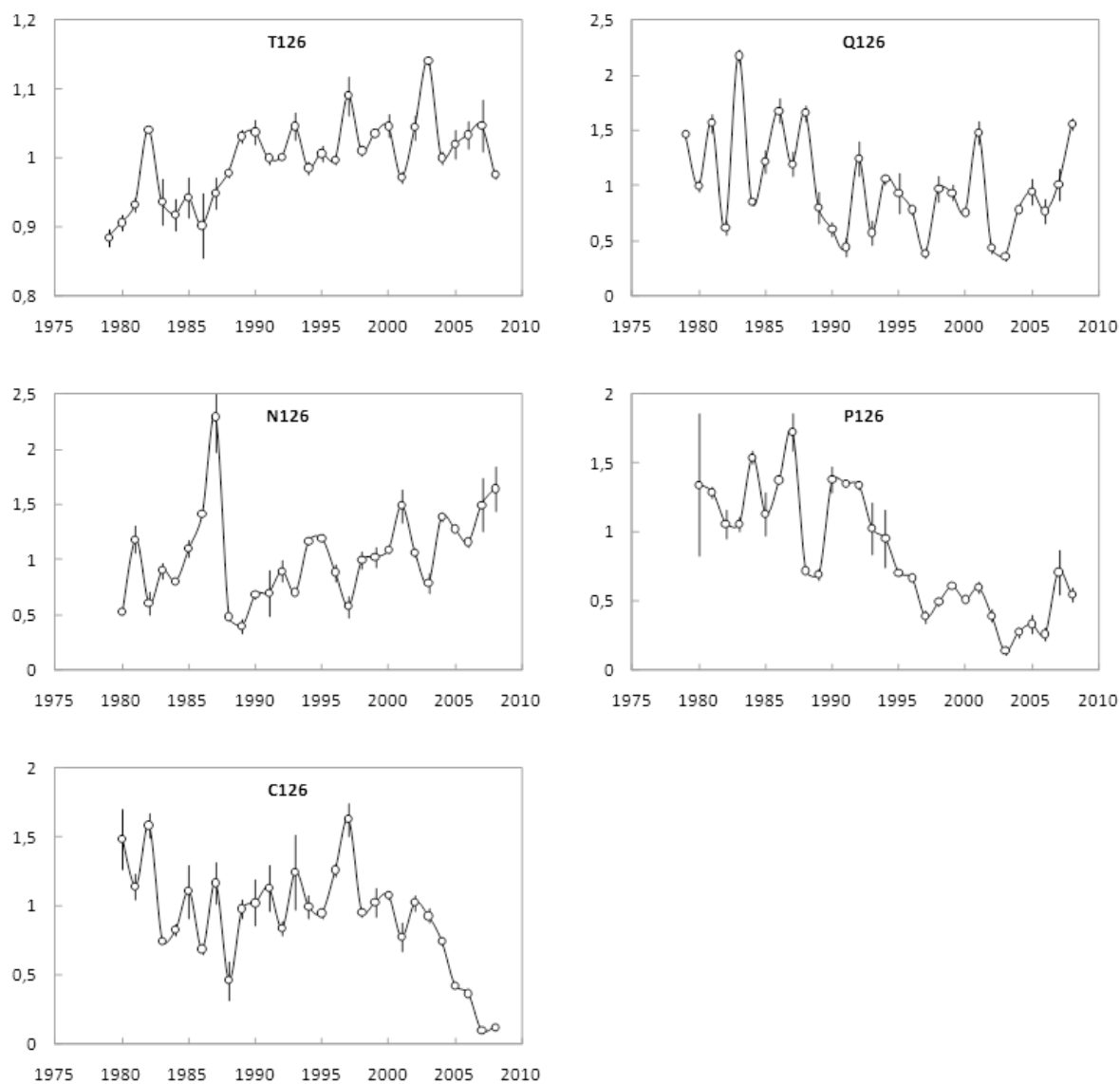


Figure 33 : Evolution long-terme des variables environnementales globales (courbes noires) et saisonnières (barres d'erreur standard) à Dampierre, calculées avec un décalage de 126 jours (voir partie I.C.2 pour la définition des variables X126).

B. Contributions des facteurs de forçage aux modifications structurelles de la communauté : changements hydroclimatiques globaux

Conformément à ce qui était attendu, le partitionnement hiérarchique de variance révèle une contribution significative des facteurs hydroclimatiques aux changements de composition observés au sein de la communauté, en particulier le réchauffement de la température de l'eau. En effet, ils expliquent près de 30% des variations long-terme de la richesse et plus de 60% de celles des scores de CA1 (Tableau 12). De plus, ces observations sont confortées par la contribution de la température et du débit aux abondances moyennes des groupes d'invertébrés. Même s'il est plus difficile d'identifier un patron clair pour le premier groupe en raison de la disparition rapide des taxons qui le composent (i.e. leur fréquence d'occurrence est trop faible pour pouvoir détecter une relation significative dans le temps), on constate un effet prépondérant sur les groupes 1 et 2 en déclin, essentiellement constitués de Plecoptera et d'Ephemeroptera spécialistes et polluo-sensibles (Tableau 13). Seuls ou en interaction avec d'autres paramètres, les effets cumulés des facteurs hydroclimatiques peuvent donc être considérés comme la principale source de variation des abondances des taxons affectés. Ce constat est bien illustré, entre autres, par les (très) fortes relations entre la diminution des abondances des Chloroperlidae et des Potamanthidae et l'augmentation de la température (Figure 34). Bien que la température et le débit ne soient plus les seuls drivers dominants dans ce cas, le noyau de la communauté benthique (groupe 3), incluant les taxons ubiquitaires, est aussi significativement lié aux tendances hydroclimatiques (de même que pour les groupes 4 et 5). Dans une moindre mesure, c'est également vrai pour le groupe 6 qui comprend des espèces invasives, comme le montre, par exemple, la relation significative (positive) entre les abondances d'Atyidae et la température (Figure 34).

Tableau 12 : Contributions indépendantes et totales (indépendantes + jointes) des variables environnementales à la variance des métriques taxonomiques, d'après un partitionnement hiérarchique de variance (I = contribution indépendante (%); P_i = p-value de I; R^2 = contribution totale (%); P = p-value de R^2 ; les prédicteurs dont la contribution est significative sont en gras).

Métrique	Variable	I	P_i	R^2	P
Richesse	T126	7,9	<0,001	21,3	<0,001
	Q126	3,2	0,072	8,1	<0,001
	N126	2,8	0,161	2,1	0,257
	P126	18,7	<0,001	28,2	<0,001
	C126	0,9	0,585	2,6	0,173
CA1	T126	21,1	<0,001	42,2	<0,001
	Q126	9,8	<0,001	19,3	<0,001
	N126	3,3	0,114	0,8	0,583
	P126	14,2	<0,001	29,8	<0,001
	C126	1,0	0,562	1,2	0,449
CA2	T126	1,6	0,342	0,2	0,739
	Q126	1,8	0,317	0,0	0,773
	N126	8,6	<0,001	11,2	<0,001
	P126	15,8	<0,001	18,9	<0,001
	C126	20,9	<0,001	28,3	<0,001

De manière intéressante, on note que la température explique toujours une plus grande proportion de variance significative que le débit, quelle que soit la métrique taxonomique ou l'abondance moyenne considérée (Tableau 12 ; Tableau 13). Ce résultat va à l'encontre d'observations antérieures réalisées sur des « chalk-streams » du Royaume-Uni, certes plus petits que la Loire mais influencés par les apports souterrains et affectés par le réchauffement global de manière analogue (Wood *et al.*, 2001 ; Durance & Ormerod, 2009). Des interactions complexes entre plusieurs processus écologiques peuvent expliquer le rôle de la température dans la compréhension des changements observés de la communauté d'invertébrés, e.g. des décalages d'évènements phénologiques comme l'émergence ou la ponte, des perturbations du cycle biologique, des altérations du métabolisme et des flux énergétiques, des effets directs sur la survie ou des ruptures de relations trophiques telles que les interactions prédateur-proie (Chadwick & Feminella, 2001 ; Briers *et al.*, 2004 ; Kishi *et al.*, 2005 ; Hassall *et al.*, 2007). Des études ont également démontré que l'augmentation de la température peut avoir des avantages écologiques pour certains assemblages d'eau douce en « dopant » la richesse taxonomique (Oberdorff *et al.*, 1995 ; Jacobsen *et al.*, 1997 ; Mason *et al.*, 2008). Néanmoins, dans le cas présent, la coïncidence entre la richesse maximale et l'épisode de canicule de 2003 résulte très certainement davantage d'un accès facilité de l'échantillonneur à des organismes cantonnés à des habitats marginaux de refuge, généralement non prospectés en conditions « normales ». De plus, les effets de la température sur les organismes sont variables selon les saisons (Hawkins *et al.*, 1997), provoquant des changements plus drastiques dans la distribution et la composition des assemblages en été, lorsque la limite supérieure de tolérance thermique des invertébrés les plus sensibles a le plus de « chance » d'être dépassée (Durance & Ormerod, 2009). Etant donné que nous avons ciblé spécifiquement la saison qui présente le plus fort taux de réchauffement (i.e. autour des mois estivaux, cf. chapitre 2), nous avons amplifié les effets de la température de l'eau sur la structure et la composition de la communauté.

Tableau 13 : Contributions indépendantes et totales (indépendantes + jointes) des variables environnementales à la variance des abondances moyennes des groupes, d'après un partitionnement hiérarchique de variance (I = contribution indépendante (%); P_i = p-value de I; R^2 = contribution totale (%); P = p-value de R^2 ; les prédicteurs dont la contribution est significative sont en gras).

Groupe	Variable	I	P_i	R^2	P
Groupe 1	T126	3,4	0,054	7,3	<0,001
	Q126	1,8	0,310	2,7	0,112
	N126	1,2	0,485	0,5	0,622
	P126	2,3	0,193	4,9	0,002
	C126	0,2	0,720	0,2	0,721
Groupe 2	T126	14,9	<0,001	19,3	<0,001
	Q126	6,1	<0,001	13,2	<0,001
	N126	0,9	0,583	2,1	0,224
	P126	1,9	0,286	2,4	0,147
	C126	2,1	0,249	3,4	0,044
Groupe 3	T126	6,0	<0,001	15,4	<0,001
	Q126	1,3	0,425	2,9	0,085
	N126	4,7	0,012	4,3	0,019
	P126	23,8	<0,001	29,0	<0,001
	C126	0,6	0,648	2,3	0,193
Groupe 4	T126	4,4	0,006	8,6	<0,001
	Q126	2,2	0,212	6,9	<0,001
	N126	1,5	0,386	4,5	0,006
	P126	0,6	0,644	0,1	0,748
	C126	11,9	<0,001	15,8	<0,001
Groupe 5	T126	16,7	<0,001	40,1	<0,001
	Q126	9,9	<0,001	22,8	<0,001
	N126	3,6	0,041	0,8	0,562
	P126	32,8	<0,001	51,6	<0,001
	C126	0,5	0,679	0,3	0,716
Groupe 6	T126	4,3	0,007	8,8	<0,001
	Q126	2,4	0,201	1,5	0,372
	N126	9,4	<0,001	10,5	<0,001
	P126	19,6	<0,001	29,7	<0,001
	C126	19,7	<0,001	26,8	<0,001
Groupe 7	T126	1,3	0,431	0,6	0,620
	Q126	2,2	0,190	0,6	0,623
	N126	4,8	0,006	5,7	<0,001
	P126	8,3	<0,001	10,3	<0,001
	C126	10,1	<0,001	13,2	<0,001

Si l'influence de la température se comprend aisément à partir des explications données ci-avant, les effets du débit sur les macroinvertébrés apparaissent étonnamment faibles. Cependant, ce constat pourrait simplement être dû au fait que la tendance hydrologique long-terme est moins prononcée que pour la température alors que les variations inter-annuelles sont plus importantes. Une des raisons provient du soutien d'étiage assuré par les barrages de Naussac et Villereest (cf. chapitre 1), sans lequel les effets d'un étiage « naturel » auraient pu être exacerbés. Or, étant donné que nos analyses sont focalisées sur les tendances long-terme, nous avons favorisé la détection des effets de stress tels que l'augmentation continue et graduelle de la température – désignés en anglais par les termes « press disturbance » (Bender *et al.*, 1984) ou « ramp disturbance » (Lake, 2000) – alors que les perturbations épisodiques telles les événements hydrologiques extrêmes – appelées « pulse disturbance » (Bender *et al.*, 1984) – ont pu être partiellement masquées. La principale hypothèse pourrait donc être (i) que les effets potentiels du débit sont intervenus davantage *via* des fluctuations à court-terme, en particulier *via* des événements de crues et d'étiages, et (ii) que les macroinvertébrés à Dampierre ont fait preuve d'une capacité d'adaptation ou de résilience suffisante face à ce type de perturbations, de telle sorte que les conséquences écologiques à une échelle temporelle long-terme ne puissent pas être détectées. Par exemple, Boulton (2003) et Wright *et al.* (2004) ont démontré que la récupération des invertébrés suite à un épisode de sécheresse nécessite généralement autour de 3 ans. Par conséquent, l'évaluation des effets long-terme des « pulse disturbances » sur les communautés d'invertébrés en grandes rivières devra faire l'objet d'investigations spécifiques supplémentaires (mais voir Mouthon & Daufresne, 2006 ; Daufresne *et al.*, 2007), d'autant plus qu'elles risquent de devenir de plus en plus fréquentes et sévères au cours des prochaines années sous l'influence du changement climatique (Andersen *et al.*, 2006 ; Webb & Nobilis, 2007 ; Whitehead *et al.*, 2009), les rendant d'un intérêt écologique crucial (e.g. Monk *et al.*, 2008 ; Feio *et al.*, 2010).

L'ensemble de ces résultats (i) est en étroite adéquation avec les observations de modifications significatives de communautés de macroinvertébrés réalisées en France, par exemple sur le bassin du Rhône (Fruget *et al.*, 2001 ; Daufresne *et al.*, 2004 ; Mouthon & Daufresne, 2006), et dans d'autres systèmes à l'échelle européenne [e.g. Burgmer *et al.*, 2007 (Suède) ; Durance & Ormerod, 2007 (Royaume-Uni) ; Haidekker & Hering, 2008 (Allemagne)], (ii) commence à se généraliser à l'échelle du globe (e.g. Chessman, 2009 (Australie)), et (iii) apportent de nouvelles preuves des effets du changement climatique global sur les écosystèmes d'eau douce. De plus, ils sont cohérents avec des observations et

des prédictions de dérives des communautés de poissons des rivières françaises, induites par des changements climatiques (Daufresne *et al.*, 2007 ; Buisson *et al.*, 2008). Des modifications similaires ont également été observées pour d'autres organismes aquatiques au sein d'écosystèmes variés, comme des communautés de copépodes de l'océan Atlantique Nord (Beaugrand *et al.*, 2009) ou de phytoplancton de lacs tempérés (Elliott *et al.*, 2006).

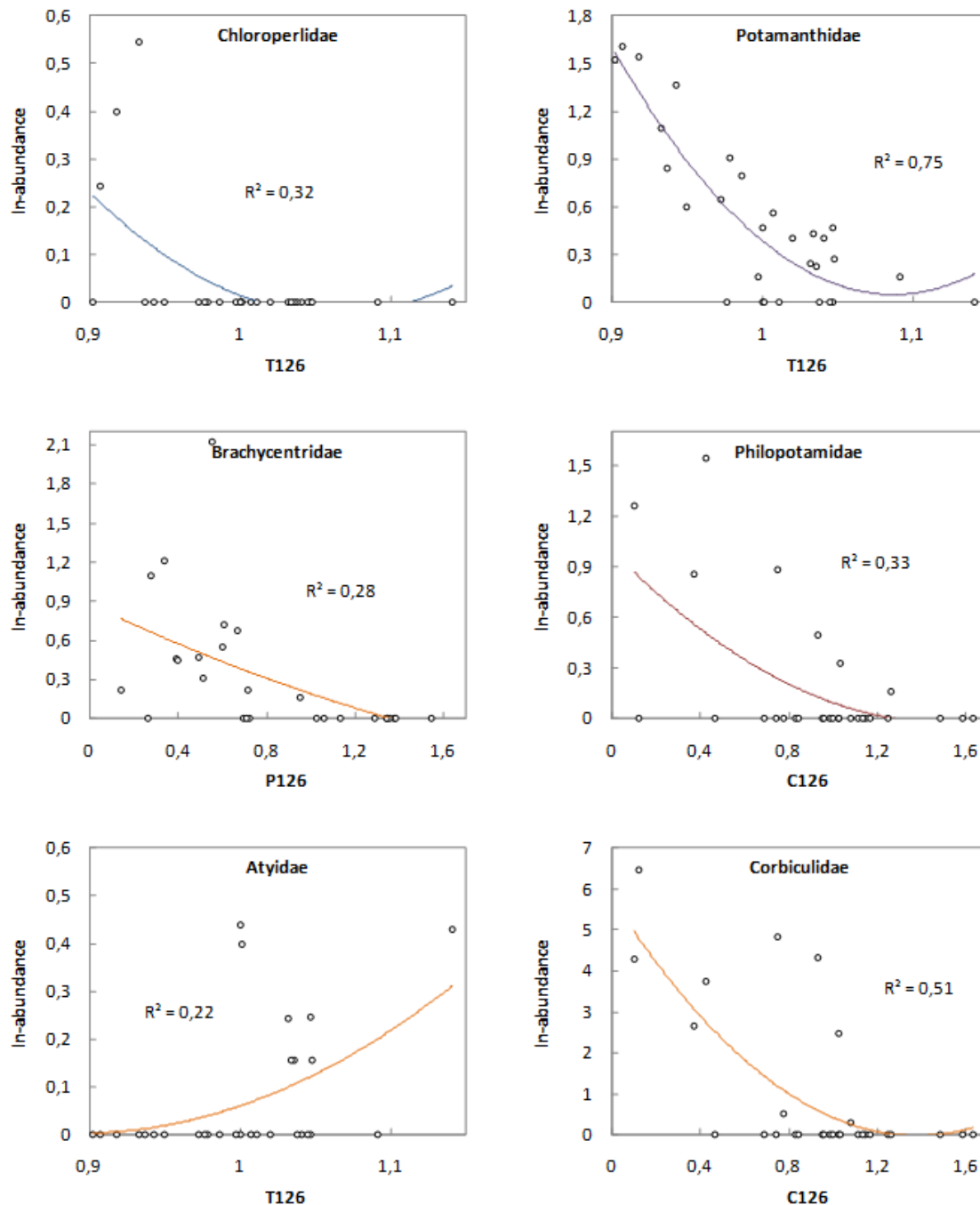


Figure 34 : Relations individuelles entre certains taxons et différentes variables environnementales illustrées par des courbes de régression polynomiale (second degré) et les coefficients R^2 associés (les couleurs des courbes font référence à celles utilisées dans la **Figure 29**).

C. Contributions des facteurs de forçage aux modifications structurelles de la communauté : effet confondant des changements locaux de qualité d'eau

Sans remettre en cause les effets des facteurs hydroclimatiques, plusieurs résultats corroborent également notre seconde hypothèse. Tout d'abord, les effets cumulés des variables de qualité d'eau (pris individuellement ou en combinaison) expliquent une proportion de variance plus importante que les facteurs hydroclimatiques pour les abondances moyennes des groupes 3, 6 et 7, devenant largement dominants pour les groupes caractéristiques des dernières années (groupes 6-7 ; en termes de ratios) (Tableau 13). D'autre part, la concentration en nitrates n'est pas, ou seulement peu, liée aux tendances biologiques au cours de la période d'étude, avec toujours moins de 10% de contribution individuelle à la variance des métriques taxonomiques ou des abondances moyennes des groupes de taxons (Tableau 12 ; Tableau 13). Par conséquent, on peut légitimement penser que les effets locaux sur les invertébrés font davantage intervenir l'amélioration de la qualité de l'eau *via* la réduction des apports de phosphates et la limitation des organismes phytoplanctoniques (plutôt que l'augmentation des charges en azote). Ces changements locaux de la qualité de l'eau contribuent notamment aux variations de la richesse globale approximativement dans les mêmes proportions que les facteurs hydroclimatiques (respectivement 28,2 et 29,4% de contribution totale significative ; Tableau 12), sont fortement impliqués dans l'évolution des scores de CA1 (environ 30%) et constituent de loin la source la plus importante de variance des scores de CA2 (près de 60%). En effet, cet axe est étroitement lié aux groupes 6 et 7, qui sont composés des taxons polluo-sensibles apparus lors des années les plus récentes (Figure 29). Toutes les familles de Trichoptera et d'Ephemeroptera correspondantes sont caractéristiques d'eaux de bonne qualité, comme en témoignent les scores individuels de BMWP élevés (10 pour les Beraeidae, les Brachycentridae, les Sericostomatidae, les Ephemeridae et les Leptophlebiidae, 8 pour les Glossosomatidae et les Philopotamidae) et comme l'illustrent les fortes relations négatives entre les Brachycentridae et la concentration en phosphates ou entre les Philopotamidae et la concentration en chlorophylle-a (c. 30% ; Figure 34). Friberg *et al.* (2010), par exemple, ont fait des observations cohérentes qui soulignent l'existence de corrélations négatives entre l'occurrence des familles d'Ephemeridae, de Leptophlebiidae (Ephemeroptera), de Glossosomatidae et de Sericostomatidae (Trichoptera), et la concentration en phosphore ou le niveau d'eutrophisation. Plus largement, ces résultats sont également en accord avec des études conduites dans des contextes similaires de stress multiples et qui mettent en évidence un effet

confondant des changements locaux de qualité d'eau sur les changements climatiques globaux vis-à-vis des communautés de macroinvertébrés (Daufresne *et al.*, 2007 ; Durance & Ormerod, 2009). Ces éléments pourraient être la principale explication du seuil observé pour les métriques biologiques, sachant qu'il coïncide avec celui mis en évidence pour les variables environnementales. En effet, au cours des quinze premières années, l'augmentation de la richesse et des scores sur CA1 semblent s'expliquer par l'élévation de la température et la réduction du débit. A l'inverse, la stabilisation des valeurs constatée pour ces métriques lors des quinze dernières années, de même que la forte augmentation des scores sur CA2 en parallèle, sont très vraisemblablement liées à la chute substantielle des phosphates et de la chlorophylle-a. Par conséquent, le « point de rupture » écologique détecté dans le milieu des années 90 peut être considéré comme la première indication d'un effet confondant significatif de l'amélioration de la qualité de l'eau.

De multiples facteurs sont susceptibles d'agir en combinaison et de contribuer à l'altération des assemblages d'invertébrés dans les rivières organiquement polluées. Malheureusement, les études qui tentent de savoir comment ces organismes répondent de manière spécifique aux polluants organiques ou à l'eutrophisation restent rares, notamment en grandes rivières et dans un contexte de pressions multiples. Bien que certains effets toxiques directs de l'azote soient connus (e.g. Camargo *et al.*, 2005 ; Lecerf *et al.*, 2006), il semble que les effets des nutriments et de l'eutrophisation sur la faune benthique interviennent plutôt *via* des processus indirects (Friberg *et al.*, 2010). L'appauvrissement en oxygène dissous est le facteur indirect le plus probable, en raison de l'augmentation des activités algales et microbiennes liée aux excès de nutriments (Smith *et al.*, 1999 ; Biggs *et al.*, 2000). Cela est d'autant plus vrai en période chaude, lorsque la pollution organique exacerbe les effets des fortes températures sur l'activité microbienne, conduisant à de faibles concentrations en oxygène dissous qui sont incapables de pallier la demande métabolique croissante des invertébrés (Dahl *et al.*, 2004). La compétitivité différentielle des organismes le long du gradient de nutriments (DeMott & Gulati, 1999) et les changements de stœchiométrie des sources de nourriture (Frost *et al.*, 2005 ; Dang *et al.*, 2009) sont deux autres facteurs potentiels qui ont déjà été proposés pour expliquer l'altération de la composition des communautés d'invertébrés par la pollution organique. Dans tous les cas, l'enrichissement nutritif des rivières conduit à la dégradation des ressources trophiques et à une perte consécutive de biodiversité, avec des assemblages constitués de taxons plus résistants à la pollution (Smith *et al.*, 1999 ; Allan, 2004 ; Dahl *et al.*, 2004). Dans ces circonstances, le patron inverse mis en évidence à Dampierre, i.e. la proportion croissante de taxons polluo-

sensibles en réponse à l'amélioration de la qualité de l'eau, est cohérent avec la réduction du phosphore et la limitation de l'eutrophisation observées dans la Loire. Un processus complémentaire pourrait être que la diminution du phytoplancton résulte en une meilleure pénétration de la lumière dans la colonne d'eau, permettant un développement plus important des macrophytes et des biofilms. Ce développement peut alors procurer de nouvelles sources de nourriture et/ou d'habitats (e.g. Collier *et al.*, 1998), favorisant ainsi la diversité de l'assemblage benthique. Concrètement, l'apparition de tels taxons sensibles a également contribué à une augmentation de la richesse globale de la communauté, expliquant potentiellement la corrélation observée entre cette métrique et les tendances de qualité d'eau.

Par ailleurs, tous les taxons sensibles qui apparaissent sont caractéristiques d'eaux courantes (groupe I du LIFE pour les Philopotamidae, groupe II pour les Beraeidae, les Brachycentridae, les Sericostomatidae, les Ephemeridae, les Glossosomatidae et les Leptophlebiidae), ce qui renforce également l'hypothèse que certains effets hydrologiques aient pu être masqués. Néanmoins, même s'ils ont des affinités fortes pour des conditions d'habitat similaires, ces taxons sont clairement différents de ceux qui ont disparu. On remarquera toutefois une réapparition marginale de certains Plecoptera en 2008 (Perlodidae), non confirmée par la suite (2009, 2010 et 2011). Par conséquent, aucune résilience taxonomique complète de la communauté autochtone d'invertébrés n'est observée à Dampierre, même si ce constat n'est pas nécessairement synonyme d'absence de récupération fonctionnelle. D'autres études en rivières ont également constaté une résilience biologique nulle ou partielle des invertébrés suite à une restauration de la qualité de l'eau (e.g. Bradley & Ormerod, 2002 ; Harris & Heathwaite, 2012). Comme l'avait déjà souligné Ormerod (2004), la structure ou la fonction des écosystèmes restaurés peut différer significativement de systèmes comparables en condition pristine (Bradshaw, 1996), et même des organismes avec des capacités de réponse rapide – environ 4 mois pour les invertébrés benthiques en réponse aux facteurs considérés dans cette étude – peuvent présenter des délais de récupération lents après une restauration physique et/ou chimique comparés à la soudaineté des impacts initiaux (Hirst *et al.*, 2004). Les limites à la récupération peuvent être d'ordre biologique, par exemple lorsque les taxons disparus sont incapables de recoloniser les niches perdues à cause de leur faible capacité de dispersion ou de la colonisation rapide des habitats laissés vacants après la restauration par de nouveaux compétiteurs efficaces (Ledger & Hildrew, 2005). Les limites peuvent également être d'origine environnementale, due à un stress abiotique (comme le changement climatique) susceptible de restreindre ou de confondre la récupération biologique (Bradley & Ormerod, 2001).

D. Quelques points de prudence

Bien que les résultats présentés dans ce chapitre confirment nos hypothèses, certaines interprétations sont à considérer avec précaution. Tout d'abord, les données long-terme de température de l'eau ont montré un ralentissement du réchauffement lors des 10-15 dernières années de la période d'étude pendant que la qualité d'eau suit simultanément une forte amélioration. En ce sens, les effets confondants locaux ont pu être légèrement exacerbés par des conditions hydroclimatiques « moins stressantes » pour les taxons sensibles. Dans un contexte de stress multiples, ce type d'interaction potentielle démontre une nouvelle fois l'intérêt des séries de données long-terme et l'attention qui doit être portée aux périodes de temps considérées. Ce point est particulièrement crucial puisque le réchauffement devrait se poursuivre à un taux plus élevé dans les prochaines années, et ceci quelles que soient les mesures de restauration prises d'ici-là au vu de l'inertie du système (IPCC, 2007). Or, des études ont montré que les impacts hydroclimatiques peuvent être fortement accentués dans le cas de cours d'eau ayant atteint un bon état de qualité chimique de l'eau, en raison de la vulnérabilité des taxons sensibles qui sont apparus (Daufresne *et al.*, 2007 ; Dewson *et al.*, 2007 ; Durance & Ormerod, 2007). L'effet de cet aspect « néfaste » des mesures réglementaires pourrait dorénavant devenir un nouveau challenge de gestion (Durance & Ormerod, 2009).

De même, certaines relations au niveau famille peuvent avoir quelque peu exacerbé les effets locaux de la qualité de l'eau. Par exemple, l'abondance des Corbiculidae montre une forte corrélation négative avec la concentration en chlorophylle (Figure 34). Or, étant donné le profil général fortement tolérant de ce taxon et les hypothèses déjà proposées dans d'autres études (e.g. Descy *et al.*, 2012) et dans le chapitre précédent, il est hautement probable que la filtration du phytoplancton par le bivalve soit le processus effectivement impliqué dans la relation observée (et non un effet de la qualité sur les abondances de *Corbicula*).

Enfin, l'identification au niveau famille reste quelques fois controversée. Plusieurs études ont ainsi mis en garde contre le potentiel de ce niveau d'identification à masquer certains effets climatiques opérant davantage au niveau espèce, résultant d'une forte variabilité écologique au sein de nombreuses familles d'invertébrés (e.g. Bêche & Resh, 2007 ; Bonada *et al.*, 2007a).

IV. Conclusion et perspectives

Nonobstant ces quelques « avertissements », le patron écologique général observé sur la Loire moyenne est plutôt explicite, en particulier pour les taxons soit menacés, soit favorisés. Ainsi, les facteurs hydroclimatiques influencés par les changements climatiques globaux ont affecté la composition de la communauté d'invertébrés à Dampierre, de manière analogue à d'autres systèmes lotiques. Le nombre et l'abondance de taxons natifs polluo-sensibles et rhéophiles ont diminué, contrairement aux taxons polluo-tolérants et limnophiles, dont plusieurs espèces dites invasives, en conséquence, notamment, du réchauffement des températures de l'eau. A l'inverse, les changements locaux positifs de la chimie de l'eau, impulsés par les actions de gestion mises en place sur le bassin de la Loire, sont capables de confondre et de réduire partiellement les effets néfastes de ces changements globaux. De ce fait, cette étude donne des pistes originales et prometteuses pour distinguer les effets relatifs des stress multiples en grande rivière, en particulier pour accompagner les schémas de gestion et de restauration.

Des investigations supplémentaires sont maintenant nécessaires pour une meilleure compréhension des réponses écologiques des invertébrés. L'approche la plus évidente et attrayante concerne probablement une approche basée sur les traits biologiques et écologiques des invertébrés pour évaluer les changements long-terme de la composition fonctionnelle des communautés d'invertébrés. Dans un tel contexte multi-stress, les réponses spécifiques d'une combinaison de descriptions de traits individuels à différents paramètres environnementaux devrait être une alternative utile (Bonada *et al.*, 2007a ; Statzner & Bêche, 2010). Cette approche pourrait notamment permettre d'étudier l'existence d'une résilience fonctionnelle, en dépit de l'absence de récupération taxonomique, et de préciser quelle combinaison d'adaptations peut être responsable d'une telle résilience.

**Réponses fonctionnelles des communautés
de macroinvertébrés benthiques aux
changements à long-terme des conditions
abiotiques en grande rivière**

Initialement, les mécanismes régissant les relations entre les attributs fonctionnels des communautés d'organismes vivants et leur environnement ont été développés dans le cadre de l'écologie théorique. En 1977, Southwood (1977) réunissait notamment plusieurs concepts écologiques – l'habitat comme filtre des traits biologiques (Thienemann, 1918) ; la théorie de la niche écologique (Hutchinson, 1957) ; les stratégies démographiques r-K (MacArthur & Wilson, 1967) – pour proposer celui d'« *Habitat Templet* ». Il soulignait ainsi le rôle fondamental des variations spatio-temporelles de l'habitat dans la distribution des espèces et l'organisation des communautés en fonction de leurs caractéristiques biologiques et/ou écologiques (i.e. leurs « traits »). Plus tard, Townsend & Hildrew (1994) adaptèrent ce concept aux écosystèmes aquatiques lotiques (« *River Habitat Templet* ») en reliant des groupes fonctionnels d'espèces (définies par leurs traits d'histoire de vie ou d'autres traits biologiques) aux gradients environnementaux de variabilité des habitats décrits selon deux dimensions : la fréquence et l'intensité des perturbations exercées sur le milieu (dimension temporelle) et la quantité de refuges disponibles dans le milieu pour se protéger de ces perturbations (dimension spatiale). Le principe de filtre des traits (voir Statzner *et al.*, 2004) défini par ces théories repose sur la sélection des espèces possédant des combinaisons de traits biologiques et de stratégies écologiques mieux adaptées à la mosaïque spatio-temporelle de conditions biotiques et abiotiques des habitats (Figure 35). Le plus souvent, ces stratégies adaptatives sont multiples, différentes combinaisons de traits permettant à des espèces variées de survivre dans un même environnement et, inversement, une même combinaison de traits permettant à une espèce de survivre dans des environnements variés (Statzner *et al.*, 2004 ; Statzner *et al.*, 2005 ; Verberk *et al.*, 2008). Cependant, les réponses potentielles des organismes seront d'autant moins diversifiées que le nombre de filtres environnementaux successifs qui s'appliquent à l'habitat local (selon une organisation hiérarchique « top-down » des échelles spatiales) sera grand (Poff, 1997 ; Statzner *et al.*, 2001b).

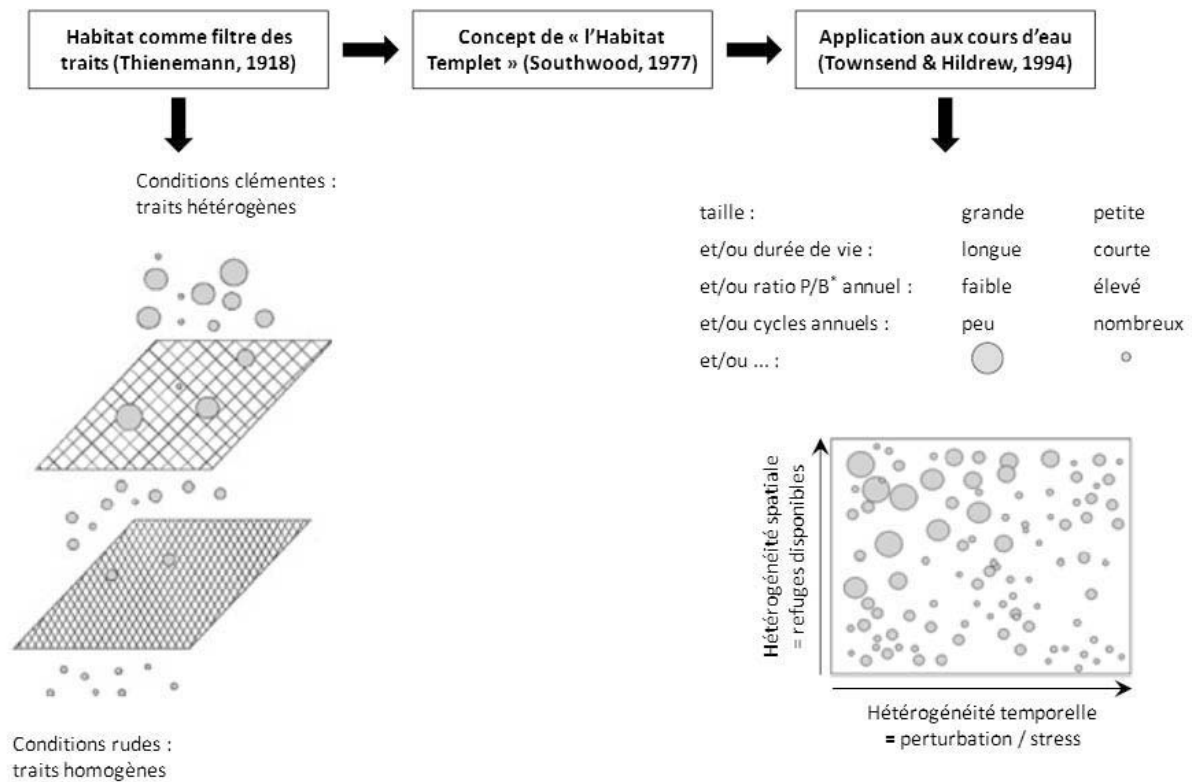


Figure 35 : Trois idées majeures issues de l'écologie théorique et à l'origine de l'utilisation des traits biologiques en bio-évaluation (* Production/Biomasse). Adapté de Statzner & Bêche, 2010.

Rapidement, les premiers tests du concept *River Habitat Templet* ont permis de vérifier en condition réelle l'existence d'une relation significative entre traits biologiques des espèces et variabilité des habitats, à différentes échelles et pour des groupes systématiques variés d'organismes d'eau douce (Statzner *et al.*, 1994), et plus particulièrement pour les macroinvertébrés benthiques (Statzner *et al.*, 1997 ; Townsend *et al.*, 1997). Depuis, l'étude des réponses des traits des espèces d'invertébrés à différents types de pressions a conduit à de nombreuses applications en bio-évaluation des cours d'eau, donnant naissance au principe de « Biological Traits as Indicators » (BTIs ; Statzner & Bêche, 2010). En effet, chaque source de pollution affectant un milieu peut être considérée comme un nouveau filtre environnemental modifiant la composition attendue des traits en condition naturelle (e.g. Dolédec & Statzner, 2008). Les approches basées sur les traits des invertébrés sont donc notamment utilisées pour tenter de répondre aux exigences des nouvelles réglementations environnementales en matière de diagnostic écosystémique (e.g. Furse *et al.*, 2006). En particulier, elles présentent l'avantage (i) d'être applicables sur de grandes échelles spatiales, permettant de s'affranchir des variabilités de compositions taxonomiques spécifiques (e.g. (Statzner *et al.*, 2001a ; Statzner *et al.*, 2004), (ii) d'observer une gamme diversifiée de

réponses à différents types d'impacts (e.g. Dolédec *et al.*, 2006 ; Statzner & Bêche, 2010) et (iii) d'établir des réponses graduées le long de gradients de perturbations (e.g. Dolédec *et al.*, 1999 ; Usseglio-Polatera & Beisel, 2002). Ces attributs, entre autres, ont amené Bonada *et al.* (2006) à définir les approches par les traits comme étant le meilleur outil de bio-indication (basé sur les communautés d'invertébrés) existant actuellement selon une liste de 12 critères. Le développement de ce type d'outil a également conduit, lors des dernières années, à la constitution d'importantes bases de données répertoriant, par exemple, les traits biologiques et écologiques de centaines de taxons d'invertébrés en Europe (Usseglio-Polatera *et al.*, 2000b ; Gayraud *et al.*, 2003 ; Tachet *et al.*, 2006 ; Bonada *et al.*, 2007a ; Statzner *et al.*, 2007 ; Graf *et al.*, 2008 ; Graf *et al.*, 2009 ; Buffagni *et al.*, 2009), en Amérique du Nord (e.g. Vieira *et al.*, 2006) ou en Nouvelle-Zélande (e.g. Dolédec *et al.*, 2006).

Jusqu'à présent, ces approches ont surtout contribué à la définition de conditions de références (Charvet *et al.*, 2000 ; Archaimbault *et al.*, 2005 ; Statzner *et al.*, 2005) ou à la discrimination de différents types de pressions, tels que les contaminations organiques (Lecerf *et al.*, 2006), l'usage des sols (Dolédec & Statzner, 2008), les pollutions toxiques (Archaimbault *et al.*, 2010) ou le climat (Bonada *et al.*, 2007a). Elles ont également permis l'identification de groupes fonctionnels d'invertébrés (Usseglio-Polatera *et al.*, 2000a, 2001 ; Bady *et al.*, 2005 ; Piscart *et al.*, 2005), avec certaines études dédiées à la problématique des espèces invasives (Devin *et al.*, 2005a,b ; Statzner *et al.*, 2008). Néanmoins, malgré le développement croissant des approches basées sur les traits, les études concernant l'évolution temporelle de la structure fonctionnelle des communautés benthiques restent rares (mais voir Bêche *et al.*, 2006, Bêche & Resh, 2007). Ainsi, la seule étude qui, à notre connaissance, s'intéresse en partie à l'évolution long-terme des traits des invertébrés en grande rivière est celle de Resh *et al.* (1994) réalisée sur le Rhône.

L'objectif de ce chapitre est de fournir des éléments de compréhension supplémentaires permettant d'alimenter cette problématique. Nous avons donc choisi de développer une approche fonctionnelle des communautés de macroinvertébrés benthiques de la Loire moyenne afin de compléter l'analyse des tendances long-terme de la structure et de la composition taxonomiques observées dans le précédent chapitre. Pour cela, nous avons testé quatre hypothèses principales :

- (1) en se replaçant dans le cadre du *River Habitat Templet*, le cortège de taxons représentatifs et responsables de l'évolution structurelle de la communauté globale d'invertébrés devrait être composé des taxons possédant à la fois les caractéristiques écologiques les mieux adaptées à la distribution spatiale de l'habitat local (selon différents niveaux d'échelle de perception) et les caractéristiques physiologiques les plus sensibles aux variations abiotiques majeures constatées, à savoir les changements hydroclimatiques et le niveau trophique (Statzner *et al.*, 2004), la dynamique temporelle des autres taxons pouvant alors être considérée comme du « bruit » lié à des phénomènes marginaux en termes de valeur quantitative (fréquence d'occurrence) et/ou qualitative (profil biologique et écologique) ;
- (2) les caractéristiques fonctionnelles de ce cortège de taxons étant contraintes par les différents filtres environnementaux, la composition des traits des invertébrés devrait être plus stable (ou moins variable) dans le temps que la structure taxonomique (Bonada *et al.*, 2007a) ;
- (3) ces variations (faibles) de la structure fonctionnelle s'expliquant alors par la constriction (ou la dilatation) variable – ici dans le temps – des « mailles » des filtres environnementaux, l'évolution temporelle de la composition des traits devrait être liée significativement aux tendances long-terme des facteurs abiotiques (Statzner & Bêche, 2010) ;
- et (4) à partir de prédictions *a priori* sur l'évolution de certains traits associés, notamment, aux capacités de résistance et de résilience des invertébrés (Townsend & Hildrew, 1994), on devrait pouvoir vérifier la dérive progressive des assemblages vers un peuplement plus tolérant et résistant vis-à-vis des conditions hydroclimatiques mais également l'effet confondant partiel de l'amélioration de la qualité de l'eau sur cette tendance générale.

I. Données et méthodologie

A. Sites d'étude et données

Les sites d'étude dont proviennent les données sont ceux décrits dans les chapitres 2 et 3 (Dampierre et Jargeau ; voir Figure 14). Les données environnementales utilisées correspondent aux paramètres de température, débit, concentrations en nitrates, phosphates et chlorophylle-a, transformés selon la méthode présentée dans le chapitre 3 (partie III.A) et définis, respectivement, comme les variables T126, Q126, N126, P126 et C126 (i.e. les moyennes désaisonnalisées des cinq paramètres calculées sur une période de 126 jours avant chaque date d'échantillonnage des invertébrés).

Les données faunistiques se structurent en deux tableaux. Le premier correspond au tableau des abondances de 102 taxons, harmonisés au niveau d'identification de la famille (les taxons Hydrozoa, Bryozoa, Porifera, Hydrachnidia, Nematoda et Oligochaeta ayant été supprimés) et échantillonnés sur 100 dates entre 1979 et 2008. Le second est issu de la description de huit traits biologiques et quatre traits écologiques, déclinés respectivement en 35 et 14 modalités, répertoriées dans le Tableau 14 et adaptées ici aux 102 familles d'invertébrés du premier tableau d'abondances (voir encadré ; Usseglio-Polatera *et al.*, 2000a ; Tachet *et al.*, 2006). Quatre traits écologiques supplémentaires (22 modalités) liés aux caractéristiques de distribution spatiale des invertébrés sont utilisés uniquement dans la première partie des analyses afin de tester l'hypothèse 1 (cf. Tableau 14). Le codage de l'information liée à l'ensemble de ces traits biologiques et écologiques utilise une logique de codage flou (Chevenet *et al.*, 1994). L'affinité (ou score) d'un taxon pour une modalité est exprimée par une note à 4 ou 6 niveaux (de 0 à 3 ou de 0 à 5, respectivement) qui traduit le degré d'appartenance de ce taxon à la modalité. La distribution des scores est ensuite assimilée à une distribution de fréquence par standardisation des scores par trait (e.g. Bady *et al.*, 2005). Par conséquent, l'affinité d'un taxon pour une modalité se retrouve exprimée en fréquence relative et la somme des affinités de ce taxon pour l'ensemble des modalités d'un trait est égale à 1.

B. Analyses statistique

1. Méthode de sélection du cortège de taxons représentatif de la communauté

Le processus de sélection se décline en trois étapes. La première, quantitative, utilise le tableau d'abondance et consiste à éliminer les taxons dont la fréquence d'occurrence au cours des 100 dates d'échantillonnage est inférieure ou égale à 2%.

Les deux suivantes sont d'ordre qualitatif et utilisent le tableau de traits (écologiques), débarrassé des familles ne satisfaisant pas au critère précédent. Partant du principe de l'application de plusieurs niveaux successifs de filtres environnementaux hiérarchiques sur l'habitat local (Poff, 1997), nous avons tout d'abord utilisé les quatre traits écologiques de distribution spatiale (classés par ordre d'échelle de perception) « Zones biogéographiques », « Altitude », « Distribution longitudinale » et « Distribution transversale par rapport au chenal » afin de calculer l'équivalent d'une probabilité pour chaque taxon d'être présent sur le site d'échantillonnage, en fonction des caractéristiques de ce dernier. Pour cela, nous avons défini la probabilité de présence brute d'un taxon i comme suit :

$$P_i = [q_i(\text{BTO}) + q_i(\text{MCV})] * [q_i(\text{PLA}) + q_i(\text{MON})] \\ * [q_i(\text{HYP}) + q_i(\text{EPI}) + q_i(\text{MET})] * [q_i(\text{CHE}) + q_i(\text{RIV})]$$

avec P_i la probabilité de présence brute du taxon i ,

$q_i(X)$ le degré d'appartenance (en fréquence relative) du taxon i pour la modalité X ,

BTO et MCV les modalités « 13a : basses terres (océanique) » et « 8 : Massif Central et Vosges » du trait « Zones biogéographiques »,

PLA et MON les modalités « plaine + collinéen (< 1000m) » et « montagnard (1000-2000m) » du trait « Altitude »,

HYP, EPI et MET les modalités « hyporhithron », « épipotamon » et « métapotamon » du trait « Distribution longitudinale »,

et CHE et RIV les modalités « chenal de rivière » et « rives, chenaux secondaires » du trait « Distribution transversale par rapport au chenal ».

Tableau 14 : Description des huit traits biologiques utilisés dans cette étude (d'après Tachet *et al.*, 2006).

Types de traits	Traits	Modalités
Biologiques	Taille maximale (mm)	< 5
		5-10
		10-20
		20-40
		> 40
	Cycle vital (durée)	≤ 1 an
		> 1 an
	Nombre de générations/an	< 1
		1
		> 1
	Reproduction (sexuée)	ovoviviparité + soins aux jeunes
		œufs isolés, libres
		œufs isolés, fixés
		pontes, fixées
		pontes, autres (libres, endophytiques ou terrestres)
	Dispersion	aquatique passive
		aquatique active
		aérienne passive
		aérienne active
	Respiration	tégument
		branchies
		aérienne (plastron, spiracle)
	Type de nourriture	débris < 1 mm
		débris végétaux > 1 mm
		microphytes vivants
		macrophytes vivants
		animaux morts > 1 mm
		microinvertébrés vivants
	Mode d'alimentation	macroinvertébrés et vertébrés vivants
		mangeur de sédiments fins
		broyeur
		racleur, brouteur
		filtreur
		perceur (algivore ou prédateur suceur) + parasite
		prédateur (découpeur ou avaleur)

Tableau 14 (suite) : Description des huit traits écologiques utilisés dans cette étude (d'après Tachet *et al.*, 2006). Les traits (et leurs modalités) en italiques correspondent aux traits écologiques de distribution spatiale utilisés uniquement dans la première partie des analyses (cf. hypothèse 1).

Types de traits	Traits	Modalités
Ecologiques	Courant (préférendum)	nul
		lent (< 25 cm/s)
		moyen (25-50 cm/s)
		rapide (> 50 cm/s)
	Degré de trophie	oligotrophe
		mesotrophe
		eutrophe
	Température	sténotherme : psychrophile (< 15°C)
		sténotherme : thermophile (> 15°C)
		eurytherme
	Valeur saprobiale	xénosaprobe
		oligosaprobe
		β-mésosaprobe
		α-mésosaprobe + polysaprobe
	<i>Zones biogéographiques (Limnofauna europaea)</i>	<i>2 : Pyrénées</i>
		<i>4 : Alpes et Jura</i>
		<i>8 : Massif Central et Vosges</i>
		<i>13a : basses terres (océanique)</i>
	<i>Altitude</i>	<i>13b : basses terres (méditerranéen)</i>
		<i>plaine + collinéen (< 1000 m)</i>
		<i>montagnard (1000-2000 m)</i>
		<i>alpin (> 2000 m)</i>
	<i>Distribution longitudinale</i>	<i>crénon</i>
		<i>épirhithron</i>
		<i>métarhithron</i>
		<i>hyporhithron</i>
		<i>épipotamon</i>
		<i>métapotamon</i>
		<i>estuaire</i>
	<i>Distribution transversale par rapport au chenal</i>	<i>hors hydrosystème fluvial</i>
		<i>chenal de rivière</i>
		<i>rives, chenaux secondaires</i>
		<i>étangs, mares, méandres abandonnés</i>
		<i>marais, tourbières</i>
		<i>eaux temporaires</i>
		<i>lacs</i>

Les traits biologiques et écologiques des macroinvertébrés benthiques

Les traits biologiques et écologiques, ou « traits d'histoire de vie », répertorient l'ensemble des caractéristiques biologiques des organismes et leurs relations avec le milieu de vie. Les traits biologiques des invertébrés décrivent le cycle de vie des espèces, leurs modes de nutrition, de reproduction et de dispersion, ainsi que leurs capacités globales de résistance et de résilience face aux perturbations. Les traits écologiques reflètent davantage les caractéristiques spatiales des habitats utilisés par les organismes, depuis une échelle globale jusqu'à celle des microhabitats, y compris leurs affinités pour différents paramètres physico-chimiques. Décrite initialement par Usseglio *et al.* (2000b), une base particulièrement complète de 11 traits biologiques, définis en 63 modalités, et 11 traits écologiques, définis en 55 modalités, est proposée par Tachet *et al.* (2006) pour 473 taxons européens, essentiellement au genre.

Traits biologiques

- ✓ Le trait « Taille maximale » donne une indication sur la taille d'un taxon atteinte lors de son dernier stade aquatique. Elle est décrite selon les 7 modalités ordonnées (en mm) « < 2,5 », « 2,5-5 », « 5-10 », « 10-20 », « 20-40 », « 40-80 », « > 80 ».
- ✓ Le trait « Cycle vital (durée) » distingue les taxons avec une durée de cycle de vie « ≤ 1 an » ou « > 1 an ».
- ✓ Le trait « Nombre de générations/an » indique le nombre de cycles de reproduction réalisés par un taxon au cours d'une année. Il fait la distinction entre les organismes opérant moins d'un cycle complet par an (modalité « < 1 »), dits aussi semivoltins, et ceux réalisant un cycle (modalité « 1 »), dits univoltins, ou plus (modalité « > 1 »), dits polyvoltins.
- ✓ Le trait « Stade aquatique » précise les stades ontogéniques, ou stades de développement, qui se réalisent pleinement dans le milieu aquatique, donnant une indication sur la proportion du cycle vital inféodée à l'élément aqueux. Ces stades d'évolution sont décrits par les 4 modalités « œuf », « larve », « nymphe » et « imago ».
- ✓ Le trait « Reproduction » intègre les deux types de reproduction, sexuée et asexuée. Le premier est défini en 7 modalités qui traduisent le mode d'oviposition : « ovoviviparité + soins aux jeunes », « œufs isolés, libres », « œufs isolés, fixés », « pontes (cimentées ou fixées », « pontes, libres », « pontes endophytiques » et « pontes terrestres ». Le second est regroupé en une modalité unique « reproduction asexuée ».
- ✓ Le trait « Dispersion » décrit le mode de dispersion des taxons d'après le milieu utilisé (eau ou air) et le caractère actif ou non du déplacement. Cette description intègre donc 4 modalités : « aquatique passive », « aquatique active », « aérienne passive » et « aérienne active ».
- ✓ Le trait « Forme de résistance » indique l'existence de stratégies de survie en cas de conditions défavorables : « œufs, gemmules, statoblastes, coques », « cocons », « logette contre dessiccation » et « diapause ou quiescence » ; ou non : « aucune ».
- ✓ Le trait « Respiration » décrit les 5 appareils respiratoires potentiellement utilisés par les invertébrés, qui sont le « tégument », les « branchies », le « plastron », les « stigmates (respiration aérienne) » ou les « vésicules hydrostatiques ».
- ✓ Le trait « Mode de locomotion et relation au substrat » définit les modes de déplacement ou de fixation des organismes selon les 8 modalités nominales « vol », « nageur en surface », « nageur en pleine eau (plancton, necton) », « rampant », « fouisseur (épibenthique) », « endobenthique (interstitiel) », « fixation temporaire » et « fixation permanente ».

✓ Le trait « Type de nourriture » donne des indications sur les éléments ou les organismes ingérés à partir de 9 modalités (qui peuvent être vues selon un gradient énergétique croissant) : « sédiments fins + microorganismes », « débris < 1 mm », « débris végétaux > 1 mm », « microphytes vivants », « macrophytes vivants », « animaux morts > 1 mm », « microinvertébrés vivants », « macroinvertébrés vivants » et « vertébrés ».

✓ Le trait « Mode d'alimentation » complète le précédent en décrivant le moyen d'obtention de la nourriture : « absorption à travers les téguments », « mangeur de sédiments fins », « broyeur », « racleur, brouteur », « filtreur », « perceur (algivore ou prédateur suceur) », « prédateur (découpeur ou avaleur) » ou « parasite ».

Traits écologiques

✓ Le trait « Zones biogéographiques (Limnofauna europaea) » est le critère de distribution spatiale le plus large, distinguant les 5 régions « 2 : Pyrénées », « 4 : Alpes et Jura », « 8 : Massif Central et Vosges », « 13a : basses terres (océanique) » et « 13b : basses terres (méditerranéen) ».

✓ Le trait « Altitude » définit lui un critère de distribution altitudinale à travers les modalités « plaine + collinéen (< 1000 m) », « montagnard (1000-2000 m) » et « alpin (> 2000 m) ».

✓ Le trait « Distribution longitudinale » précise l'habitat préférentiel des taxons sur un gradient amont-aval, décrit par les 8 modalités « crénon », « épirhithron », « métarhithron », « hyporhithron », « épipotamon », « métapotamon », « estuaire » et « hors hydrosystème fluvial ».

✓ Le trait « Distribution transversale par rapport au chenal » complète le précédent selon un gradient latéral d'atterrissement défini en 7 modalités : « chenal de rivière », « rives, chenaux secondaires », « étangs, mares, méandres abandonnés », « marais, tourbières », « eaux temporaires », « lacs » et « habitat souterrain ».

✓ Le trait « Microhabitats (préférendum) » intègre une description plus fine de distribution spatiale à l'échelle des microhabitats grâce aux 9 modalités « dalles, blocs, pierres, galets », « graviers », « sable », « limon », « macrophytes, algues filamenteuses », « microphytes », « branches, racines », « litière » et « vase ».

✓ Le trait « Courant (préférendum) » indique les affinités des taxons pour 4 classes de courant en fonction des vitesses : « nul », « lent (< 25 cm/s) », « moyen (25-50 cm/s) » et « rapide (> 50 cm/s) ».

✓ Le trait « Degré de trophie » positionne les taxons sur un gradient trophique à travers les modalités « oligotrophe », « mésotrophe » et « eutrophe ».

✓ Le trait « Salinité » informe sur le degré de tolérance des organismes à la salinité par l'intermédiaire des modalités « eau douce » et « eau saumâtre ».

✓ Le trait « Température » renseigne sur l'amplitude et la limite des préférences thermiques des invertébrés en faisant la distinction entre « sténotherme : psychrophile (< 15°C) », « sténotherme : thermophile (> 15°C) » et « eurytherme ».

✓ Le trait « Valeur saprobiale » permet de préciser la résistance des taxons aux pollutions organiques selon un gradient croissant de tolérance, défini par les modalités « xénosaprobe », « oligosaprobe », « β-mésosaprobe », « α-mésosaprobe » et « polysaprobe ».

✓ Le trait « pH » donne des indications sur la sensibilité des organismes aux pH acides à partir des 6 modalités ordonnées « < 4 », « 4-4,5 », « 4,5-5 », « 5-5,5 », « 5,5-6 » et « > 6 ».

Ce choix a été guidé par les caractéristiques de la Loire moyenne dans sa partie amont, positionnée au sein de la zone biogéographique 13a (BTO), à une faible altitude (PLA) et représentant plutôt la section potamique du fleuve (EPI et MET). Nous avons également choisi d'élargir ces caractéristiques pour intégrer une influence potentielle des contreforts du Massif Central en amont (MCV, MON et HYP), d'où descendent la partie supérieure de la Loire et l'Allier. Enfin, le type de milieu échantillonné et les protocoles utilisés ont conduit à confiner les caractéristiques de distribution transversale au chenal principal de la Loire (CHE) et aux parties rivulaires (RIV).

Afin d'exprimer au mieux une notion de probabilité, les valeurs brutes obtenues pour les différents taxons ont été rééchelonnées sur l'intervalle [0,1] par la transformation :

$$Pri = (Pi - Pmin) / (Pmax - Pmin)$$

où Pri est la probabilité de présence du taxon i prenant une valeur entre 0 et 1, Pi est la probabilité brute du taxon i , et $Pmin$ et $Pmax$ sont les valeurs de probabilité, respectivement minimale et maximale, observées parmi les différents taxons. Pour terminer cette deuxième phase, les familles d'invertébrés avec une probabilité de présence (Pri) inférieure à 0,05 ont été supprimées.

En ce qui concerne la dernière étape, elle est destinée à écarter les taxons les moins sensibles aux variations de température et de niveau trophique grâce à l'utilisation des traits correspondants, « Température » et « Degré de trophie ». Pour cela, nous avons défini comme critères de discrimination l'écart entre les scores d'appartenance d'un taxon pour les modalités « sténotherme : psychrophile (<15°C) » et « sténotherme : thermophile (>15°C) » (trait « Température ») et celui pour les modalités « oligotrophe » et « eutrophe » (trait « Degré de trophie »). Les familles d'invertébrés présentant un écart inférieur à 25% pour chacun des deux traits ont été considérées comme non discriminantes et ont été supprimées.

Dans le but de tester la validité de cette méthode de sélection, une Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) a été réalisée sur le tableau des abondances, transformées en $\ln(x + 1)$, de la communauté d'invertébrés globale (i.e. le tableau initial [102 taxons x 100 dates]). La représentativité des n taxons sélectionnés et la marginalité des (102- n) familles éliminées ont ensuite été évaluées à partir de leurs contributions à l'évolution temporelle de la communauté. Pour cela, la somme des contributions absolues au premier plan factoriel de l'AFC a été comparée entre les taxons représentatifs et les taxons marginaux par un test non-paramétrique de Kruskal-Wallis. La significativité de la comparaison des deux groupes de taxons a ensuite été ajustée par application d'une correction de Bonferroni. Sous réserve de la validation de la représentativité du cortège sélectionné, la suite des analyses portera

uniquement sur les n familles correspondantes, qui seront assimilées au terme de communauté.

2. Variabilité de la composition des traits vs. de la structure taxonomique

L'évolution de la structure taxonomique de la communauté d'invertébrés est retranscrite par une AFC réalisée sur le tableau d'abondances ln-transformées [n taxons x 100 dates]. Pour étudier en parallèle la composition des traits de la communauté au cours du temps, nous avons multiplié les affinités des taxons pour chaque modalité de trait (i.e. le tableau [n taxons x 12 traits]) par leurs abondances ln-transformées aux différentes dates (i.e. le tableau [n taxons x 100 dates]). En effet, Gayraud *et al.* (2003) ont montré que cette pondération permettait une meilleure discrimination des impacts potentiels (par comparaison aux abondances brutes ou aux données de présence-absence). Le tableau [12 traits x 100 dates] ainsi obtenu contient les profils temporels d'évolution des catégories de trait qui ont été analysés distinctement pour les traits biologiques (8) et pour les traits écologiques (4) par Analyse des Correspondances Floue (ACF ; Chevenet *et al.*, 1994).

Afin de comparer la variabilité temporelle de la composition des traits à celle de la structure taxonomique, nous avons calculé les inerties totales associées respectivement aux ACF et à l'AFC inter-classes, dont les classes étaient définies comme les années de prélèvements (Bonada *et al.*, 2007a). La significativité de ces valeurs de variabilités inter-annuelles a ensuite été estimée par des tests de permutation réalisés sur les lignes des tableaux de composition taxonomique et de traits (Romesburg, 1985). Cette comparaison a également été illustrée graphiquement par les relations entre les deux premiers axes des ACF (pour la composition des traits) et ceux de l'AFC (pour la structure taxonomique).

Tableau 15 : Hypothèses *a priori* sur les évolutions temporelles attendues de 32 modalités de traits (i.e. uniquement celles pour lesquelles des prédictions étaient possibles) et leurs justifications. ↗ indique une tendance prédite à la hausse et ↘ indique une tendance prédite à la baisse. Les justifications des hypothèses sont basées sur les observations ou les prédictions de (1) Townsend & Hildrew, 1994 ; (2) Williams, 1996 ; (3) Rawer-Jost *et al.*, 2000 ; (4) Archambault, 2003 ; (5) Statzner *et al.*, 2004 ; (6) Statzner *et al.*, 2006 ; (7) Bêche *et al.*, 2006 ; (8) Lecerf *et al.*, 2007 ; (9) Bêche & Resh, 2007 ; (10) Bonada *et al.*, 2007a ; (11) Bonada *et al.*, 2007b ; (12) Horrigan & Baird, 2008 ; (13) Mellado Diaz *et al.*, 2008 ; et (14) Townsend *et al.*, 2008. Le cas échéant, elles s'appuient uniquement sur nos observations issues des chapitres précédents (0).

Traits	Modalités	Explications	Références
Taille maximale (mm)	< 5 10-20 > 40	↗ Meilleure résistance aux perturbations (réchauffement) ↘ Moindre résistance aux perturbations (réchauffement) ↗ Grandes tailles possibles avec la réduction des forces de courant	1, 10, 11, 13 1, 10, 13 4, 6, 10, 11, 13
Cycle vital (durée)†	≤ 1 an	↘ Réduction du débit	4
Nombre de générations/an†	< 1	↘ Moindre résistance aux perturbations (réchauffement) + réduction du débit	1, 4, 6, 10, 13
Reproduction (sexuée)‡	ovoviviparité pontes, autres	↗ Meilleure résistance aux perturbations (réchauffement) ↗ Réduction des forces de courant + augmentation attendue des macrophytes (diminution du phytoplancton)	1, 13 4, 10
Dispersion†	aquatique passive aquatique active	↗ Réduction des forces de courant ↗	4
Respiration†	branchies aérienne	↗ Facilite la capture de l'O ₂ dans un milieu moins oxygéné (réchauffement et/ou réduction du débit) ↗	4, 5, 10
Type de nourriture‡	débris végétaux macrophytes vivants microinvertébrés vivants*	↗ Augmentation attendue des macrophytes (diminution du phytoplancton) ↗ ↘ Diminution attendue du zooplancton (diminution du phytoplancton)	0 0, 4*
Mode d'alimentation	mangeur de sédiments fins* broyeur* racleur, brouteur* filtreur* perceur prédateur	↘ Réduction du niveau trophique ↗ Idem ↗ Augmentation attendue des biofilms (diminution du phytoplancton) ↘ Diminution du phytoplancton ↗ Augmentation attendue des macrophytes (diminution du phytoplancton) + réduction du débit ↗ Réduction du débit	4*, 8, 12*, 14 8, 12*, 14 8, 12*, 14 4*, 14 0, 2, 3, 7, 9, 11, 13 2, 3, 7, 9, 11, 13

Tableau 15 (suite)

Traits	Modalités	Explications	Références
Courant (préférendum)	nul	↗	0
	lent	↗	
	moyen	↘	
	rapide	↘	
Degré de trophie	oligotrophe eutrophe	↗ ↘	8
Température	psychrophile thermophile	↘ ↗	0
Valeur saprobiale	xénosaprobe	↗	8
	oligosaprobe	↗	
	β-mésosaprobe	↘	
	α-mésosaprobe + polysaprobe	↘	

†pour ces traits, les prédictions ne sont réalisées que pour les modalités présentées dans le tableau, les autres catégories (une ou deux) étant nécessairement corrélées négativement aux premières ; ‡pour ces traits, les prédictions ne sont réalisées que pour les modalités présentées dans le tableau, aucune information n'étant disponible pour les autres catégories dans la littérature ou à partir de nos observations environnementales ; *pour ces modalités, les prédictions sont réalisées sous l'hypothèse d'un effet confondant de la baisse du niveau trophique sur les changements hydroclimatiques (i.e. les prédictions sont contraires à celles attendues dans le cas d'effets hydroclimatiques seuls ; cf. les références notées *)

3. Effet des variables abiotiques sur l'évolution temporelle de la structure fonctionnelle

L'effet des variables environnementales T126, Q126, N126, P126 et C126 sur l'évolution de la composition des traits a été évalué par Analyse Factorielle des Correspondances sur Variables Instrumentales (AFCVI ; Chessel *et al.*, 1987). Cette méthode d'ordination sous contraintes vise à expliquer la structure d'un tableau faunistique issu d'une AFC par un tableau de variables du milieu mesurées pour les mêmes relevés (i.e. ici pour les mêmes dates). Une AFCVI a ainsi été réalisée sur chacun des 12 traits biologiques et écologiques pour déterminer l'effet cumulé du groupe de variables abiotiques sur ces traits (calculé uniquement sur le premier axe de l'AFCVI, en vérifiant qu'il expliquait la majeure partie de l'inertie totale associée à l'analyse). Afin de calculer la contribution relative des différentes variables à l'évolution des traits individuels en s'affranchissant des problèmes de colinéarité, le modèle de régression linéaire utilisé classiquement en AFCVI a été adapté par partitionnement hiérarchique de variance (cf. chapitre 3).

4. Prédications a priori des réponses individuelles de traits aux variables abiotiques

En se basant à la fois sur la littérature et sur l'observation des tendances environnementales (cf. chapitre 2) et de leurs conséquences sur la structure taxonomique de la communauté d'invertébrés (cf. chapitre 3), nous avons émis des hypothèses *a priori* sur l'évolution long-terme attendue de différentes modalités de traits biologiques et écologiques. Ces hypothèses et leurs explications, répertoriées dans le Tableau 15, reposent principalement sur les réponses adaptatives potentielles des macroinvertébrés benthiques aux variations abiotiques, à travers l'utilisation variable des traits biologiques liés aux capacités de résistance ou de résilience vis-à-vis des perturbations. Elles ont également été complétées par des prédictions de modification des caractéristiques (i.e. des traits) écologiques en lien avec l'évolution du milieu. La validité des différentes hypothèses a finalement été évaluée par des tests de tendance de Mann-Kendall [toujours selon l'adaptation proposée par Hamed & Rao (1998)] effectués sur les modalités de traits individuelles correspondantes aux prédictions.

II. Action des filtres environnementaux sur la composition fonctionnelle de la communauté d'invertébrés

A. Influence des profils de traits sur l'évolution structurelle de la communauté

La liste taxonomique complète constituant la communauté d'invertébrés à Dampierre entre 1979 et 2008 comprend 102 familles. La méthode de sélection appliquée à ces familles d'après leurs profils de traits écologiques permet d'identifier un cortège de 30 taxons considérés comme étant les mieux adaptés aux caractéristiques de distribution spatiale du site d'étude et les plus sensibles aux variations de température et de trophie (voir Annexe 7 pour la liste). A l'inverse, les 72 taxons restants sont considérés *a priori* comme marginaux et non représentatifs de l'évolution générale de la communauté.

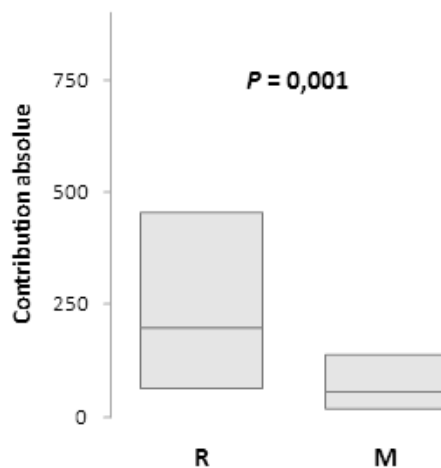


Figure 36 : Box-plot des contributions des taxons représentatifs (R) et marginaux (M) au profil d'évolution temporel de la communauté sur le premier plan factoriel de l'AFC. Les graphiques représentent les valeurs médianes (barre horizontale), le premier et le troisième quartiles (rectangles) et la significativité de la comparaison des deux groupes (P ; obtenue par un test de Kruskal-Wallis avec correction de Bonferroni).

Ces considérations semblent globalement se vérifier par la comparaison des contributions des différents taxons au profil d'évolution temporelle de la communauté (Figure 36). En effet, on constate que les familles d'invertébrés sélectionnées pour leur caractère représentatif ont des contributions à la projection des scores des dates sur le premier plan factoriel de l'AFC significativement plus élevées que les taxons identifiés comme marginaux ($P = 0,001$; après correction de Bonferroni). En outre, ce constat est renforcé par la

disproportionnalité des deux sous-échantillons de la communauté (30 vs. 72 taxons), en particulier quand on sait que les taxons rares (i.e. placés ici dans le tableau « marginal » en raison de leurs faibles fréquences d'occurrence) sont généralement très structurants dans l'ordination des analyses de type AFC. Par conséquent, le cortège sélectionné *via* la procédure basée sur les traits écologiques des taxons retranscrit assez fidèlement l'évolution temporelle de la structure de la communauté globale (Figure 37). A l'inverse, les taxons marginaux en termes d'occurrence ou de profils de traits contribuent de manière négligeable à cette tendance long-terme et peuvent être effectivement considérés comme des phénomènes secondaires gravitant autour de la trajectoire temporelle principale.

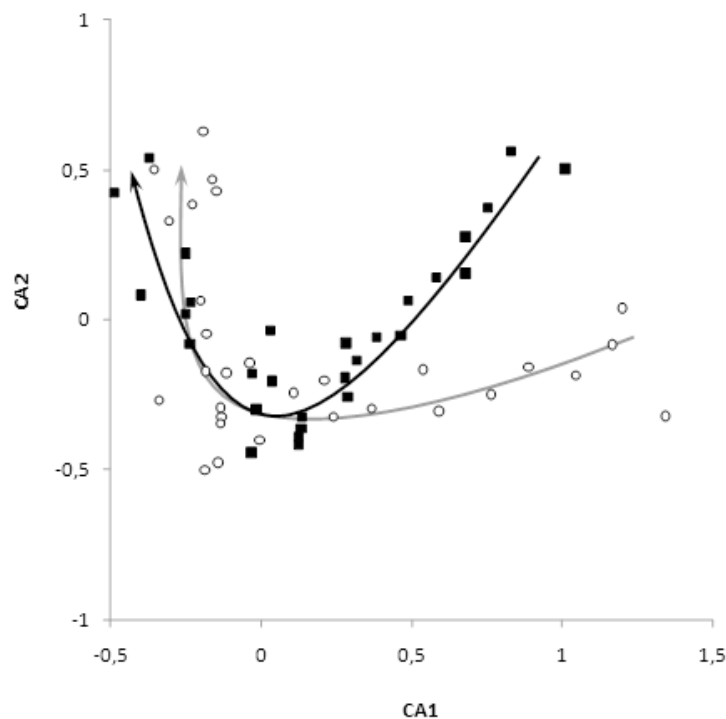


Figure 37 : Représentation sur un même plan factoriel des trajectoires temporelles des scores moyens annuels issus d'une AFC réalisée sur l'ensemble de la communauté (carrés noirs, flèche noire) et d'une AFC réalisée uniquement sur le cortège de taxons représentatifs (cercles, flèche grise). Les symboles (carrés ou cercles) représentent les années entre 1979 et 2008, l'évolution chronologique globale des deux ordinations étant figurée par les flèches.

B. Variabilité fonctionnelle de la communauté

Bien que significatives ($P < 0,001$), les variabilités inter-annuelles des profils de traits biologiques et écologiques restent très faibles (respectivement 0,06 et 0,02). De plus, elles sont au moins dix fois inférieures à la variabilité temporelle observée pour la structure taxonomique (0,55 ; $P < 0,001$). Ces résultats sont également confirmés graphiquement quels que soient le type de traits et l'axe factoriel considérés (Figure 38). Dans le cas des traits écologiques, la comparaison des variabilités fonctionnelle et structurelle aurait pu être biaisée par un nombre de taxons supérieur au nombre de modalités de traits (la variabilité d'un tableau de données étant liée au nombre de variables qu'il contient). Néanmoins, la distribution de 100 valeurs de variabilité taxonomique simulées à partir d'échantillons aléatoires de 14 familles d'invertébrés (i.e. autant que de modalités de traits écologiques) montre qu'elle reste très largement supérieure à la variabilité des profils de traits [i.e. $> 0,30$; voir Bonada *et al.*, (2007a) pour un exemple d'application de la méthodologie].

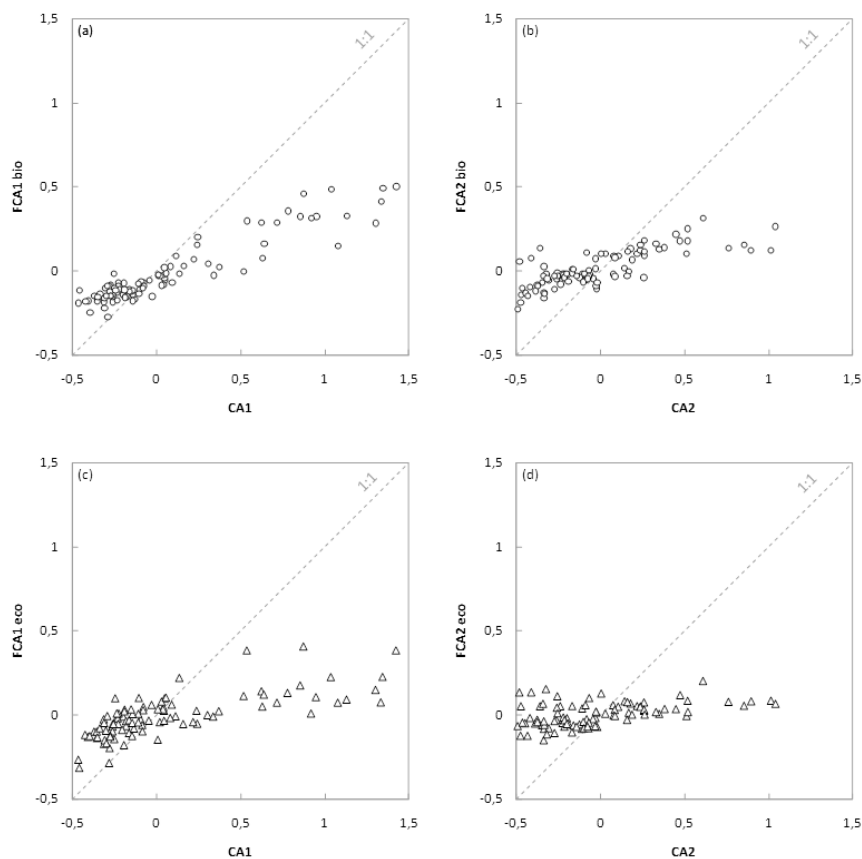


Figure 38 : Scores des dates sur le premier (a) et sur le deuxième (b) axes de l'ACF des traits biologiques (variabilité = 0,06 ; $P < 0,001$) vs. ceux de l'AFC de la structure taxonomique (variabilité = 0,55 ; $P < 0,001$) ; scores des dates sur le premier (c) et sur le deuxième (d) axes de l'ACF des traits écologiques (variabilité = 0,02 ; $P < 0,001$) vs. ceux de l'AFC.

C. Stabilité long-terme des profils de traits sélectionnés par contrainte environnementale

Globalement, la sélection d'un cortège de taxons basée sur leurs profils de traits écologiques permet de valider notre première hypothèse. En effet, on vérifie que les taxons qui contribuent le plus à l'évolution long-terme de la structure de la communauté d'invertébrés sont ceux susceptibles d'être les plus contraints par les différents filtres environnementaux exercés sur le milieu étudié (Poff, 1997 ; Statzner *et al.*, 2001b ; Statzner *et al.*, 2004). Ainsi, les familles de macroinvertébrés (i) avec une fréquence d'occurrence significative, (ii) les plus caractéristiques de la distribution spatiale, selon différents niveaux d'échelle, de l'habitat local échantillonné et (iii) les plus sensibles aux changements hydroclimatiques et de niveau trophique (i.e. les variations abiotiques majeures constatées sur la Loire moyenne), présentent également les réponses les plus représentatives de la réponse globale de la communauté. Ces résultats sont tout à fait cohérents avec plusieurs travaux ayant déjà mis en évidence une validation *in situ* du concept de *River Habitat Templet*, notamment lors des premiers tests en conditions naturelles (Statzner *et al.*, 1994 ; Richards *et al.*, 1997 ; Townsend *et al.*, 1997), ou plus récemment (Van Kleef *et al.*, 2006). A l'inverse, l'étude de Resh *et al.* (1994), la seule à notre connaissance qui ait cherché à tester ce concept théorique dans une perspective de synthèse de données écologiques à long-terme, apporte des éléments contradictoires. Cependant, les auteurs admettaient certains biais potentiels afférant à l'hétérogénéité des informations biologiques et environnementales utilisées, issues de plus de trente sources différentes et collectées sur des périodes de temps variables (Resh *et al.*, 1994). Par conséquent, bien que le but de nos travaux ne soit pas de valider un nouveau test du *River Habitat Templet* appliqué aux tendances écologiques long-terme, les résultats obtenus plaident en faveur de l'utilisation de jeux de données homogènes et collectés sur de longues périodes de temps (trois décennies dans notre cas, soit 10 à 15 années de plus que dans l'étude de Resh *et al.*). La précédente tentative remontant maintenant à presque 20 ans, certaines séries de données long-terme ont été complétées ou ont commencé à être renseignées depuis. Leur utilisation offre donc des possibilités intéressantes pour de nouvelles évaluations de l'implication d'une dimension temporelle de la variabilité des habitats lotiques, principe fondateur du *Patch Dynamics Concept* appliqué aux cours d'eau (Townsend, 1989). D'autant plus qu'il est admis depuis un certain temps que la validation de tels concepts écologiques théoriques ne peut passer que par des tests répétés en conditions réelles (Statzner & Resh, 1993).

De plus, le type d'approche présenté ici peut trouver des applications concrètes en termes de méthodologie de bio-indication. En effet, la sélection des meilleurs taxons représentatifs d'une réponse ciblée (e.g. ici l'évolution temporelle long-terme) d'une communauté plus large à des facteurs précis (e.g. ici les paramètres hydroclimatiques et de qualité d'eau) ouvre des perspectives quant à la détection de bio-indicateurs « dédiés ». Par définition, ces parangons écologiques sont en nombre restreint, ce que confirme la contribution d'un cortège composé de seulement 30 taxons à l'évolution de la communauté initialement constituée de plus de 100 familles d'invertébrés. Dans leur étude, Ducrot *et al.* (2005) ont par exemple adopté une approche similaire pour définir, au sein d'une communauté théorique de 479 taxons de macroinvertébrés benthiques, les 5 espèces les plus à même d'être employées dans une batterie de test pour la bio-évaluation de la toxicité des sédiments dans les grandes rivières et lacs européens [*Chironomus riparius* (Diptera), *Branchiura sowerbyi* (Oligochaeta), *Lumbriculus variegatus* (Oligochaeta), *Valvata piscinalis* (Gastropoda), *Sericostoma personatum* (Trichoptera)].

Par ailleurs, la comparaison de la variabilité de la structure taxonomique à celle de la composition fonctionnelle (biologique et écologique) va dans le même sens que ces premiers résultats, et nous permet de valider également la seconde hypothèse. En effet, on constate que les profils de traits, fortement contraints par les différents filtres environnementaux d'après nos précédentes constatations, sont sujets à des variations temporelles beaucoup plus faibles (de 10 à 40 fois, environ) que celles observées au sein de la composition taxonomique. Ces résultats viennent conforter des observations similaires, avec des ordres de grandeurs identiques, réalisées selon une dimension spatiale par Bonada *et al.* (2007a) lors de la comparaison des profils fonctionnels d'invertébrés entre des cours d'eau tempérés et méditerranéens. La composition en traits des communautés serait ainsi beaucoup moins variable que leur composition taxonomique à travers de larges zones biogéographiques parce que les traits agrègent des informations biologiques partagées par différents taxons (Charvet *et al.*, 2000 ; Hausner *et al.*, 2003). Par exemple, plusieurs études ont mis en évidence une stabilité des profils de traits des invertébrés des cours d'eau européens, liée à des conditions locales d'habitat assez proches (Statzner *et al.*, 2001a ; Statzner *et al.*, 2004 ; Statzner *et al.*, 2005). En outre, cette stabilité est encore plus marquée en grande rivière que pour les ruisseaux de tête de bassin (Snook & Milner, 2002 ; Statzner *et al.*, 2005 ; Ilg & Castella, 2006). En ce qui concerne la Loire moyenne, nos résultats permettent donc d'étendre ce constat de relative stabilité à la dimension temporelle de la variabilité des profils de traits. Dans ce contexte, il semble que les stratégies fonctionnelles adoptées par la communauté

d'invertébrés à Dampierre soient majoritairement imposées par les conditions environnementales qui s'appliquent sur l'habitat local, conduisant à un nombre limité de réponses adaptatives potentielles. A l'inverse, divers taxons pouvant partager ces stratégies d'adaptation, l'évolution structurelle de la communauté est moins contrainte par les conditions du milieu. Ce point rejoint les conclusions de Poff (1997) selon lesquelles les variables abiotiques filtrent en premier lieu les traits des espèces qui, à leur tour, sélectionnent certains taxons en fonction des stratégies adoptées. Par conséquent, l'ensemble de ces résultats vient modérer certaines prédictions qui suggèrent que des modifications structurelles induites par des facteurs de forçage, en particulier les changements climatiques, pourraient avoir de profondes conséquences fonctionnelles sur les communautés (Bakkenes *et al.*, 2002 ; Peterson *et al.*, 2002).

Toutefois, nous avons montré que la modification long-terme de la structure taxonomique des assemblages d'invertébrés de la Loire est avérée. Or, d'après les éléments discutés précédemment, ces changements sont vraisemblablement régis par l'évolution des attributs fonctionnels nécessaires au maintien des organismes dans le milieu, elle-même contrainte par les actions variables des filtres environnementaux des traits. Etant donné que les caractéristiques de distribution spatiale de l'habitat étudié n'ont pas (ou peu) été modifiées au cours de la période 1979-2008, l'explication la plus probable à la (faible) variabilité long-terme des profils de traits de la communauté de macroinvertébrés réside donc principalement dans les changements des paramètres abiotiques. Cette hypothèse est d'autant plus recevable que les interactions biotiques susceptibles d'intervenir avec les changements observés de la structure taxonomique (e.g. compétition, prédation), et d'apporter une source de variabilité écologique supplémentaire, ont été identifiées comme des filtres largement minoritaires pour la composition des traits des espèces (Statzner *et al.*, 2004).

III. Filtres abiotiques et sources de variabilité de la composition des traits

A. Effet des variables abiotiques sur l'évolution des profils de traits

En premier lieu, on vérifie que la dimension F1 des AFCVI représente la grande majorité de l'inertie des profils traits avec, en moyenne, plus de 85% porté par ces premiers axes (Tableau 16). Par ailleurs, les analyses effectuées sur les huit traits biologiques mettent en évidence un effet significatif des variables instrumentales (i.e. les paramètres environnementaux) avec 46% (± 18) de la variabilité fonctionnelle expliquée en moyenne par les modèles (Tableau 16). L'effet le plus marqué des variables est observé pour le trait « Taille maximale », suivi du trait « Reproduction », avec environ 80 et 65% de variabilité expliquée, respectivement. Concernant les traits « Cycle vital », « Dispersion », « Respiration », « Type de nourriture » et « Mode d'alimentation », les modèles oscillent approximativement entre 35 et 55% de variance expliquée. Seul le trait « Nombre de générations/an » présente un effet des variables instrumentales inférieur à 20%. En termes de contributions relatives, les phosphates (P126) et la température (T126) constituent les deux principaux facteurs de variabilité ($15\% \pm 7$ et $14\% \pm 6$, respectivement). Le paramètre P126, qui intervient significativement sur l'ensemble des traits biologiques, explique ainsi jusqu'à 25% dans les deux meilleurs modèles (i.e. pour les traits « Taille maximale » et « Reproduction »). C'est également la seule variable à influencer l'ordination du trait « Nombre de générations/an » (14%). Pour les cinq autres traits, la température présente généralement la plus forte contribution individuelle – *ex-æquo* avec P126 pour le trait « Dispersion » et, approximativement, pour le trait « Type de nourriture » – avec 12 à 19% de variance apporté par le facteur T126. Le débit (Q126) et la concentration en chlorophylle (C126) ont, quant à eux, un effet plus faible sur les traits biologiques, avec des contributions moyennes respectives de 7 et 6%. Dans les deux cas, l'effet le plus important est observé pour le trait « Taille maximale » (10 et 17%, respectivement). Enfin, les nitrates (N126) ont très peu d'influence sur les traits avec une contribution moyenne de 3%, significative dans seulement trois modèles.

En ce qui concerne les quatre traits écologiques, les variables instrumentales présentent également un effet significatif sur les profils fonctionnels (Tableau 16). En moyenne, la part de variabilité expliquée par les modèles est de 35% (± 14), soit un peu plus faible que pour les traits biologiques. En particulier, l'ordination du trait « Degré de trophie » est celle qui montre la plus faible influence parmi les douze modèles (15%). L'effet cumulé

des paramètres environnementaux sur les 3 autres traits écologiques fluctue tout de même autour de 40-50%. En termes de contribution relative, on constate une nouvelle fois que la variable P126 est le principal facteur de variabilité des traits (à l'exception du trait « Degré de trophie »), avec un effet significatif moyen de 17% (± 2). A l'inverse, bien qu'impliquée dans l'ensemble des modèles, l'influence de la variable T126 est moins prépondérante que pour les traits biologiques (valeur moyenne de 8% ± 3). L'effet de la concentration en chlorophylle est également significatif pour les quatre traits écologiques, avec une contribution relative moyenne équivalente à celle observée pour la température (8% ± 4). Le débit ne contribue significativement, à hauteur de 5%, qu'à deux modèles (traits « Courant » et « Valeur saprobiale »), et les nitrates qu'à un seul (trait « Température »). Pour finir, on note que les facteurs T126 et Q126 présentent une influence relativement faible respectivement sur les traits « Température » et « Courant », et que ni les nitrates, ni les phosphates n'ont d'effet significatif sur le trait « Degré de trophie ».

Tableau 16 : Résultats des AFCVI réalisées sur les 8 traits biologiques et les 4 traits écologiques. F1 = inertie expliquée par le 1^{er} axe de l'analyse ; T126, Q126, N126, P126 et C126 = contributions relatives des variables instrumentales (respectivement la température, le débit et les concentrations en nitrates, phosphates et chlorophylle) à l'ordination du trait sur cet axe, calculées par partitionnement hiérarchique de variance ; R² = variabilité du trait expliquée par le modèle complet et P = significativité du modèle.

Traits	F1	T126	Q126	N126	P126	C126	R ²	P
Taille maximale (mm)	84	0,13	0,10	0,13	0,25	0,17	0,78	< 0,001
Cycle vital (durée)	100	0,16	0,09	-	0,08	0,11	0,45	< 0,001
Nombre de générations/an	94	-	-	-	0,14	-	0,19	0,002
Reproduction (sexuée)	87	0,15	0,08	0,06	0,26	0,07	0,63	< 0,001
Dispersion	98	0,18	0,07	0,05	0,18	0,05	0,53	< 0,001
Respiration	87	0,15	0,09	-	0,06	0,05	0,35	< 0,001
Type de nourriture	76	0,12	0,05	-	0,14	-	0,34	< 0,001
Mode d'alimentation	80	0,19	0,08	-	0,10	-	0,43	< 0,001
Courant (préférendum)	98	0,11	0,05	-	0,19	0,07	0,43	< 0,001
Degré de trophie	66	0,04	-	-	-	0,07	0,15	0,013
Température	83	0,08	-	0,07	0,16	0,13	0,46	< 0,001
Valeur saprobiale	74	0,08	0,05	-	0,15	0,04	0,36	< 0,001

B. Prédicibilité des réponses individuelles des traits aux variations abiotiques

Au regard des hypothèses formulées *a priori* sur les traits biologiques (Tableau 15), 14 modalités évoluent en accord avec les prédictions et seulement 2 en contradiction (Figure 39). Les 4 modalités restantes ne permettent pas de conclure quant à une tendance significative au cours des trois décennies. Ainsi, les prédictions réalisées sur les traits « Taille maximale », « Cycle vital », « Nombre de générations/an » et « Dispersion » sont toutes vérifiées. De même, celles sur les traits « Reproduction » et « Type de nourriture » ne sont jamais réfutées : soit elles sont confirmées (modalités « ovoviviparité » et modalités « macrophytes vivants » et « microinvertébrés vivants », respectivement), soit il n'existe aucune évolution particulière des catégories de trait testées. Sur les sept modalités testées pour le trait « Mode d'alimentation », trois évoluent conformément aux prédictions (« mangeur de sédiments fins », « racleur, brouteur » et « perceur ») et deux ne présentent pas de modifications significatives (« broyeur » et « filtreur »). Seules les modalités « branchies » (trait « Respiration ») et « prédateur » (trait « Mode d'alimentation ») présentent des tendances inverses à celles attendues. Globalement, les profils de traits biologiques évoluent sur le long-terme de sorte que les invertébrés de taille intermédiaire diminuent au profit de ceux de petite taille ou, à l'inverse, de très grande taille. De plus, les taxons univoltins à polyvoltins, avec un cycle de vie pluriannuel, une reproduction ovovivipare et une dispersion aquatique sont favorisés au cours du temps. Contrairement à l'hypothèse initiale, la part relative de la respiration branchiale est progressivement remplacée par la respiration tégumentaire (non représentée ici) et, dans une moindre mesure, par la respiration aérienne. En termes de mode d'alimentation, les invertébrés se nourrissant de particules fines diminuent au profit des racleurs et des perceurs, ce que confirme, pour certains d'entre eux, l'augmentation des macrophytes comme source de nourriture. Enfin, les prédateurs, en particulier ceux se nourrissant de microinvertébrés vivants, sont proportionnellement moins nombreux en fin de chronique.

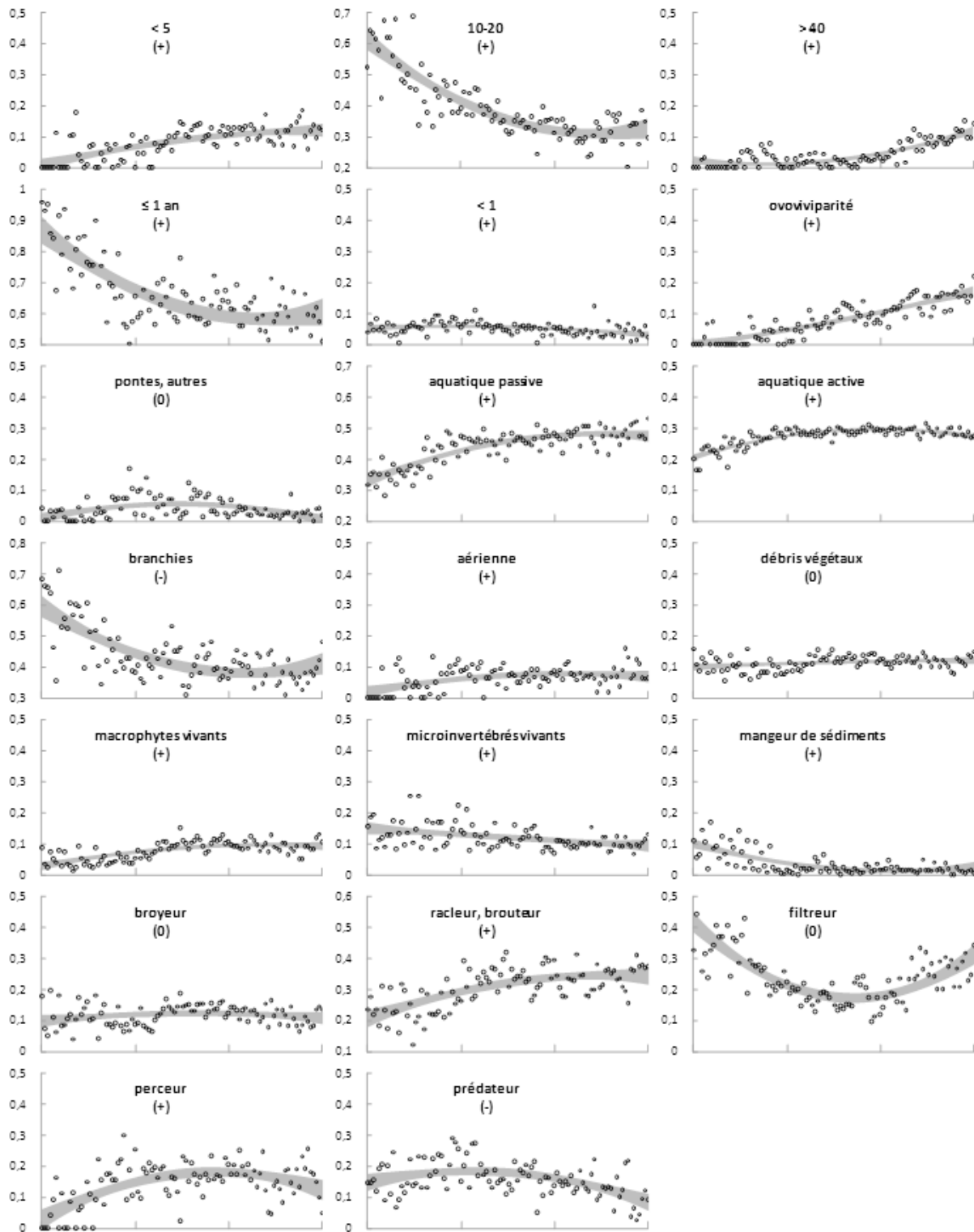


Figure 39 : Evolution temporelle des modalités des huit traits biologiques (en fréquences relatives ; cercles) pour lesquelles des prédictions *a priori* sur les tendances long-terme ont été formulées (voir Annexe 8 pour l'évolution des autres modalités de traits biologiques). Les segments figurés sur les axes des abscisses représentent des périodes décennales. Les aires en gris correspondent aux tendances long-terme illustrées par les intervalles de confiance à 95% de modèles polynômiaux de degré 2. Pour chaque modalité, (+) indique une évolution similaire à celle attendue, (-) une évolution contraire et (0) l'absence d'évolution significative ($P > 0,05$), d'après les résultats des tests de tendance.

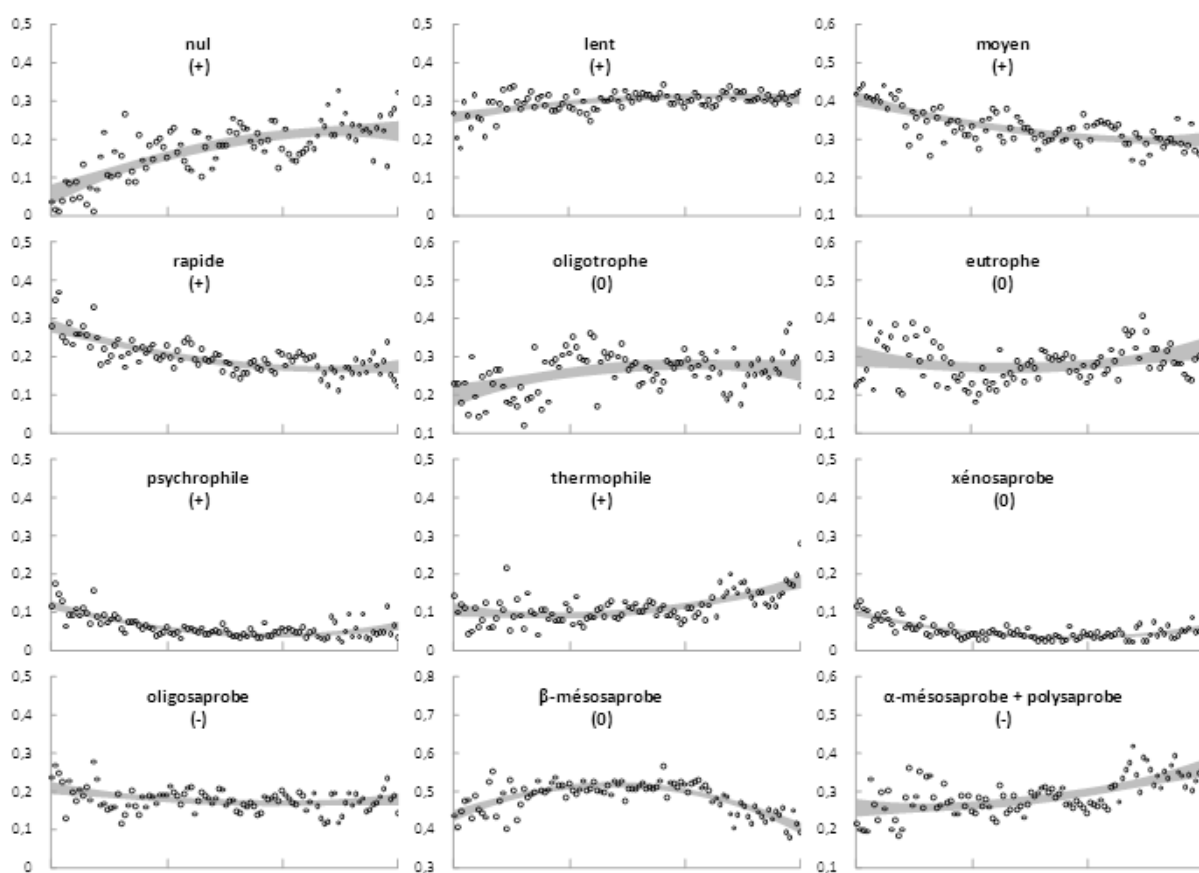


Figure 39 (suite) : Evolution temporelle des modalités des quatre traits écologiques.

En ce qui concerne les prédictions sur l'évolution des traits écologiques, 6 tendances sont vérifiées, 2 infirmées et 4 ne sont pas significatives (Figure 39). Les modalités des traits « Courant » et « Température » évoluent toutes conformément aux hypothèses formulées. Les taxons thermophiles et/ou avec des affinités fortes pour des vitesses de courant faibles ou nulles remplacent progressivement les taxons psychrophiles et (plus) rhéophiles. Si l'évolution des modalités du trait « Degré de trophie » ne permet pas de conclure sur la validité des prédictions correspondantes, les tendances observées pour les modalités du trait « Valeur saprobiale » sont soit contraires à celles attendues, soit non significatives. En conséquence, les invertébrés les plus tolérants aux valeurs élevées de saprobie (e.g. α -mésosaprobies et polysaprobies) sont favorisés au détriment des taxons plus sensibles (e.g. oligosaprobies).

Enfin, on constate globalement que les variations temporelles significatives des différentes modalités sont relativement limitées (Figure 39). En effet, seules quatre catégories de traits biologiques [« 10-20 » (trait « Taille maximale »), « ≤ 1 an » (trait « Cycle vital »), « ovoviviparité » (trait « Reproduction ») et « branchies » (trait « Respiration »)] et une catégorie de trait écologique [« nul » (trait « Courant »)] présentent des changements dans la fréquence d'utilisation par les invertébrés supérieurs à 15% entre les premières et les dernières années de la période d'étude (1979-2008). Néanmoins, même ces modalités les plus sensibles aux variations temporelles restent limitées à des modifications inférieures à 30%.

C. Réponses fonctionnelles des invertébrés aux changements globaux vs. locaux

Conformément à notre troisième hypothèse, la variabilité temporelle des profils de traits des invertébrés, même limitée, répond de manière significative aux variations long-terme des facteurs de forçage hydroclimatiques et de qualité d'eau. Ce résultat confirme que les (faibles) variations des traits des espèces sont dues essentiellement aux filtres abiotiques actuels, les autres types de filtres étant, eux, responsables de la stabilité globale des profils écologiques à large échelle spatiale ou temporelle (Statzner & Bêche, 2010). De plus, dans le cadre de l'hypothèse 4, les évolutions attendues pour les différentes modalités de traits sont majoritairement respectées, avec environ deux tiers des prédictions *a priori* qui se vérifient et seulement 4 qui sont contraires aux tendances observées.

En moyenne, près de la moitié de l'évolution des traits biologiques est expliquée par la modification des conditions environnementales. Cette relation s'approche même de 80% pour le trait « Taille maximale » et atteint plus de 60% pour le trait « Reproduction ». Si toutes les classes de taille pour lesquelles des prédictions *a priori* étaient possibles réagissent en adéquation avec les changements attendus, il semble que la réponse du trait « Reproduction » soit essentiellement portée par l'évolution de la modalité « ovoviviparité ». Les résultats obtenus pour ces deux caractéristiques biologiques sont cohérents avec les facultés de résistance et de résilience qu'elles incarnent, en particulier concernant l'évolution positive des organismes de petite taille et de la reproduction ovovivipare. En effet, la diminution de la taille maximale moyenne des individus permet, entre autres choses, une réallocation des ressources énergétiques vers les fonctions de reproduction, favorisant le succès de cette dernière au détriment de la croissance, et augmentant ainsi les chances de survie des descendants et de maintien de l'espèce à la suite de perturbations (Townsend & Hildrew, 1994). De même, les organismes ovovivipares et les soins qu'ils prodiguent aux jeunes permettent de réduire le risque de fortes mortalités des œufs et de faciliter l'établissement des populations en milieu perturbé (Townsend & Hildrew, 1994). A ce titre, la modalité reproductive « ovoviviparité » a par exemple été intégrée au nouvel indice multi-métrique I₂M₂ dont la conception est destinée à l'évaluation de la qualité écologique des cours d'eau à partir des macroinvertébrés (Mondy *et al.*, 2012). L'augmentation de la fréquence d'utilisation de l'une et/ou l'autre de ces deux adaptations biologiques (petite taille et ovoviviparité), qui appartiennent à une stratégie démographique dite *r*, a également été observée en réponse à différents types de perturbations, notamment dans le cas de variations hydroclimatiques (e.g. Bêche *et al.*, 2006 ; Bêche & Resh, 2007 ; Bonada *et al.*, 2007b ;

Mellado Díaz *et al.*, 2008). La contribution significative des paramètres de température et de débit à l'explication des changements des traits « Taille maximale » et « Reproduction », qui approche 25% dans les deux cas, peut alors constituer un appui à ces observations.

Néanmoins, il convient de rester prudent et de ne pas proposer de conclusion exclusive quant à l'origine de ces tendances fonctionnelles. En effet, en ce qui concerne l'évolution long-terme de la taille des invertébrés, la contribution relative du débit porte, vraisemblablement, aussi sur l'explication de l'augmentation des organismes de grande taille (> 40 mm), conformément à l'hypothèse avancée faisant intervenir la réduction des forces de courant (e.g. Archaimbault, 2003). Or, il se trouve qu'au sein de la communauté étudiée, ces organismes de grande taille sont essentiellement représentés par des mollusques (surtout les Corbiculidae) et des sangsues (surtout les Piscicolidae), qui sont aussi (avec les Crustacés) les principaux taxons à pratiquer une reproduction ovovivipare (Statzner *et al.*, 2004). Par conséquent, il se pourrait qu'une grande partie de l'augmentation relative de la modalité « ovoviviparité » soit dépendante du développement progressif de ces taxons dans la Loire moyenne (cf. chapitre 3). Par exemple, les investigations de Bonada *et al.* (2007a) sur la variabilité fonctionnelle liée aux effets du climat mettaient bien en évidence une réduction de la taille maximale des communautés d'invertébrés dans les cours d'eau méditerranéens par rapport aux cours d'eau tempérés, mais ne montraient pas de différence significative entre les deux types d'hydrosystèmes pour l'ovoviviparité.

De la même façon, la combinaison des variables hydroclimatiques apparaît comme un facteur majeur (c. 25%) à l'origine des variations temporelles des traits « Cycle vital », « Dispersion » et « Respiration ». Dans le premier cas, en accord avec notre hypothèse initiale, ces variations induisent une tendance à l'allongement de la durée de vie moyenne de la communauté d'invertébrés. Or, la théorie voudrait que dans un contexte de réchauffement, les organismes avec des durées de vie courtes (stratégie r) soient favorisés (Townsend & Hildrew, 1994). Toutefois, plusieurs études n'ont pas réussi à valider ce principe en conditions réelles (Bonada *et al.*, 2007a,b ; Mellado Díaz *et al.*, 2008), et nous avons choisi, à juste titre, de fonder nos prédictions sur des observations contraires impliquant une baisse de débit (Archaimbault, 2003). Ces résultats soulignent donc l'importance de la variable hydraulique sur la durée du cycle de vie des invertébrés, d'autant qu'il s'agit des modalités de trait avec les réponses les plus marquées sur les trois décennies (c. 30% ; avec la modalité « 10-20 » du trait « Taille maximale »). Néanmoins, un effet indirect dû à des proportions plus fortes de mollusques et de sangsues, organismes avec des durées de vie plus longues, est une nouvelle fois à prendre en considération. De manière analogue, ils pourraient être

responsables d'une part non négligeable de l'augmentation du mode de dispersion aquatique, telle qu'attendue en réponse à la réduction des forces de courant (Archaimbault, 2003). Enfin, les grandes tailles facilitant la respiration tégumentaire (e.g. Usseglio-Polatera *et al.*, 2000a ; Statzner *et al.*, 2004), la présence croissante de certains gastéropodes (e.g. Ancyliidae, Planorbidae) et sangsues (e.g. Erpobdellidae, Glossiphoniidae, Piscicolidae) pourrait également constituer une explication partielle à la nette diminution de la modalité « branchies ». En outre, bien que cette évolution soit contraire à celle attendue *a priori* pour faire face à une capture plus difficile de l'oxygène dans des eaux plus chaudes (par abaissement du seuil de saturation), des conditions de fortes températures peuvent, à l'inverse, être néfastes pour les formes de respiration branchiale (Buchwalter *et al.*, 2003).

Dans le cas présent, ces phénomènes d'interactions entre différents traits ne remettent pas en cause l'effet général, cumulé et significatif des facteurs hydroclimatiques sur les stratégies d'histoire de vie des invertébrés, globalement en accord avec les évolutions biologiques attendues dans le cas d'une hausse des températures conjointe à une réduction du débit. Cependant, ils restent à considérer avec précaution et constituent une limite connue à l'utilisation des approches « multi-traits ». En effet, ces inter-corrélations entre traits individuels, qualifiées de « syndromes » de traits, sont issues de contraintes phylogénétiques et peuvent interférer dans la détection des réponses au niveau communautaire (Poff *et al.*, 2006). Malgré tout, d'après Statzner & Bêche (2010), ces syndromes de traits phylogénétiques sont généralement suffisamment évidents pour ne pas leurrer un hydro-écologue aguerri. Verberk *et al.* (2008) proposent également une approche alternative permettant de réduire ces risques de biais, basée sur l'affectation des espèces à des stratégies fonctionnelles définies à partir de quelques traits clés décrivant les caractéristiques de reproduction, de développement, de dispersion et de synchronisation. Nonobstant ces précisions, la contribution relative du débit aux variations des différents traits évoqués précédemment apparaît anormalement faible au vu de son implication probable (directe ou non) dans l'évolution de la composition fonctionnelle, notamment par l'intermédiaire des organismes de grande taille. Cette constatation corrobore l'idée que les variations de débit constituent un stresser indirect et un facteur physique peu pertinent pour les macroinvertébrés benthiques (e.g. Statzner & Bêche, 2010). Comme dans le chapitre précédent, la faiblesse de cet indicateur plaide pour l'utilisation de variables hydrauliques potentiellement mieux adaptées, traduisant un effet plus direct des forces de cisaillement exercées sur le substrat [e.g. nombre de Froude (Lamouroux *et al.*, 2004), nombre de Reynolds (Snook & Milner, 2002), vitesse de courant (Horrigán & Baird, 2008), intensité de mouvement du lit (Townsend *et al.*, 1997)].

De manière plus surprenante, bien que l'évolution observée aille dans le sens de celle prédite, la réduction significative des organismes semivoltins (i.e. moins d'une génération par an) s'opère avec une amplitude de variations très faible ($< 5\%$) et aucun effet des variables hydroclimatiques n'est détecté. Or, les espèces avec une génération par an (univoltines) ou plus (polyvoltines) répondent généralement positivement aux perturbations (stratégie r) telles que le réchauffement ou la baisse du débit (Townsend & Hildrew, 1994 ; Archaimbault, 2003 ; Statzner *et al.*, 2005). C'est notamment pour cette raison que la métrique « polyvoltinisme » a également été intégrée (avec l'ovoviviparité) au nouvel indice I_2M_2 (Mondy *et al.*, 2012). Ici, seule une contribution significative de la réduction des phosphates est mise en évidence. Conformément à l'hypothèse de départ, cette relation suggère bien un effet confondant de l'amélioration de la qualité d'eau, mais inverse à celui supposé dans la mesure où la variable P126 explique une évolution attendue en réponse aux tendances hydroclimatiques. De plus, cette observation semble être confortée par la contribution relative des phosphates aux variations des traits « Taille maximale » et « Reproduction », expliquant à elle seule 25% de la variabilité temporelle de chacun des deux traits. Cette contribution atteint même 34 à 42% lorsqu'on lui adjoint l'effet de la réduction de la chlorophylle-a. Par conséquent, il se pourrait que l'abaissement global du niveau trophique de la Loire privilégie un peu plus les organismes dont la stratégie favorise le succès reproducteur au détriment de la croissance et du développement, accentuant ainsi les effets hydroclimatiques.

A l'inverse, pour d'autres traits et modalités, il existe bien un effet confondant « masquant » de l'amélioration de la qualité d'eau. Ainsi, trois des cinq modalités décrivant l'alimentation (modalité « microinvertébrés vivants » du trait « Type de nourriture » et modalités « mangeur de sédiments fins » et « racleur, brouteur » du trait « Mode d'alimentation ») qui étaient susceptibles de nous donner des indications sur la balance entre effets hydroclimatiques et effets trophiques (voir la signification de la notation * dans le Tableau 15) vont dans le sens de l'abaissement du degré de trophie. On peut également préciser que les évolutions des deux autres modalités « broyeur » et « filtreur » suivent bien le sens des tendances attendues mais ne sont pas significatives. De plus, ce résultat s'explique assez facilement dans le premier cas par la faible proportion naturelle des invertébrés broyeurs dans les zones aval des cours d'eau (Vannote *et al.*, 1980). De même, les organismes filtreurs observent une forte réduction (c. 25%) jusqu'au début des années 2000 telle qu'attendue, mais l'apparition de *Corbicula sp.* à cette période inverse la tendance au cours des huit dernières années. Ce puissant filtreur ne semble alors pas trouver de conditions limitantes malgré la raréfaction des populations phytoplanctoniques, ce qui confirme son fort potentiel invasif. De

manière plus anecdotique, d'après la corrélation positive montrée par Townsend *et al.* (2008) entre la respiration branchiale et le niveau d'eutrophisation, la diminution inattendue de la modalité « branchies » pourrait également trouver une part d'explication dans un effet confondant de l'amélioration de la qualité d'eau sur le réchauffement. Par ailleurs, l'augmentation long-terme de la proportion des invertébrés racleurs ou brouteurs au détriment des mangeurs de sédiments fins (et des filtreurs mais tendance non significative), ainsi que l'utilisation croissante des macrophytes vivants comme source de nourriture, tendent à confirmer un transfert progressif de la production primaire depuis des organismes phytoplanctoniques vers des biofilms épibenthiques et des macrophytes, profitant d'une meilleure pénétration de la lumière dans la colonne d'eau et de phosphore probablement non limitant dans le substrat.

Pour finir, on constate que la contribution des paramètres abiotiques à la variabilité temporelle des traits écologiques est plus limitée que pour les traits biologiques et que les tendances long-terme des modalités enregistrent des amplitudes de variation plus réduites (< 10% en moyenne). En outre, les contributions relatives des variables T126, Q126 et P126 respectivement aux traits « Température », « Courant » et « Degré de trophie » sont très faibles (entre 0 et 8%). Si ce résultat peut expliquer l'absence de tendance significative pour le trait « Degré de trophie », il suppose également que la vérification de l'ensemble des prédictions réalisées *a priori* pour les traits « Courant » et « Température » est davantage liée à des syndromes de traits qu'à une réelle conséquence des évolutions hydroclimatiques. Tous ces éléments confortent plutôt l'idée que les traits biologiques sont de meilleurs indicateurs des perturbations que les traits écologiques (e.g. Dolédec *et al.*, 1999). Outre les relations phylogénétiques probables, la faiblesse des traits écologiques en tant qu'indicateurs fonctionnels pourrait être due à une discrimination trop grossière des modalités qui les composent. Par exemple, même un réchauffement moyen de l'eau de plusieurs degrés – ce qui constitue en soi une variation substantielle pour un grand nombre d'organismes aquatiques – peut passer inaperçu avec l'observation du trait « Température » seul, qui distingue uniquement les invertébrés psychrophiles et thermophiles, de manière quasi binaire, par rapport à la valeur de 15°C (tous les taxons « à cheval » entre les deux catégories étant considérés comme eurythermes). Pour rester sur cet exemple, il pourrait donc être intéressant de renseigner plus finement les tolérances thermiques des invertébrés benthiques afin de définir des modalités ordonnées en différentes classes – par analogie avec ce qui est proposé pour le trait « pH » par exemple (voir encadré) – et permettant une meilleure discrimination

des impacts dus à la température. Néanmoins, si on considère la base de traits constituée par Tachet *al.* (2006) pour près de cinq cents taxons, cela représente un temps d'investigation et/ou d'expérimentation considérable. A ce titre, il est donc opportun de noter que Graf *et al.* (2008, 2009) et Buffagni *et al.* (2009) ont initié un travail bibliographique qui a déjà permis, entre autres, la description d'un trait « Température » défini en 5 modalités [« très froide ($< 6^{\circ}\text{C}$) », « froide ($< 10^{\circ}\text{C}$) », « modérée ($< 18^{\circ}\text{C}$) », « chaude ($> 18^{\circ}\text{C}$) » et « eurytherme »] pour 344 espèces d'Ephemeroptera, 571 espèces de Plecoptera et 1426 espèces et sous-espèces de Trichoptera d'Europe.

IV. Conclusion et perspectives

D'une part, cette étude nous a permis de confronter, globalement avec succès, l'évolution long-terme des profils de traits de la communauté d'invertébrés de la Loire moyenne au concept théorique de *River Habitat Templet*. Nous avons ainsi pu vérifier l'emprise des contraintes environnementales qui s'exercent sur les assemblages en termes de distribution spatiale de l'habitat et de variations abiotiques du milieu, et qui imposent un nombre limité de stratégies fonctionnelles « viables ». L'action simultanée des différents filtres se manifeste alors par une faible variabilité long-terme des réponses adaptatives biologiques et écologiques, ce résultat venant renforcer la notion de stabilité des profils de traits à large échelle, ici selon une dimension temporelle.

D'autre part, bien qu'elle soit faible, cette variabilité est reliée de manière significative aux tendances environnementales. De même, l'étude détaillée des évolutions individuelles des modalités de traits permet de constater qu'une majorité des prédictions réalisées *a priori* sont vérifiées. Néanmoins, on note également que certaines explications *a posteriori* des tendances observées sont rendues difficiles par le contexte de stress multiples. En outre, les interprétations se trouvent parfois compliquées par des syndromes de traits d'origine phylogénétique. Dans les deux cas, seule l'approche basée sur l'utilisation de traits multiples peut permettre de préciser les déterminants biotiques ou abiotiques des changements constatés.

Par ailleurs, parmi les réponses fonctionnelles observées, certaines valident un impact des changements hydroclimatiques sur la composition des traits, même si la distinction entre les contributions réelles du réchauffement et de la réduction du débit demeure quelquefois incertaine. De manière générale, les effets de ces facteurs de forçage globaux sur les caractéristiques fonctionnelles de la communauté restent limités par la faible variabilité temporelle des traits qu'autorise l'action des filtres. Toutefois, comme nous l'avons montré dans le chapitre précédent, ils semblent suffisants pour modifier significativement la composition structurelle de la communauté, une même stratégie d'histoire de vie pouvant notamment être partagée par différents taxons. Comme le soulignaient Bonada *et al.* (2007a), les conséquences écologiques les plus visibles du changement climatique, au moins dans un premier temps, risquent donc de se mesurer en termes d'atteintes à la conservation taxonomique. A l'inverse, les perturbations fonctionnelles devraient être quantitativement plus faibles mais statistiquement hautement significatives.

Dans ce contexte, la présence de facteurs d'atténuation peut se révéler primordiale. Ainsi, malgré un possible effet indirect des processus trophiques sur les profils de traits (e.g. Statzner & Bêche, 2010), l'amélioration locale de la qualité d'eau apparaît comme le principal facteur de variabilité temporelle des caractéristiques biologiques des invertébrés de la Loire moyenne. Par conséquent, l'approche basée sur les traits multiples semble confirmer l'existence d'un effet confondant de l'abaissement du niveau trophique du fleuve. Si, comme pour la structure taxonomique (cf. chapitre 3), cet effet peut atténuer ou masquer certains impacts des changements hydroclimatiques sur les caractéristiques fonctionnelles de la communauté, il peut aussi, dans plusieurs cas, les accentuer voire les supplanter. Vraisemblablement, cet effet inattendu serait indirectement lié à la modification des ressources trophiques. En particulier, il semble *a priori* qu'il existe bel et bien un transfert de la production primaire autochtone depuis les organismes phytoplanctoniques vers des biofilms et des macrophytes, tendance qui serait à confirmer par des observations *in situ*. Dans tous les cas, le rôle confondant de l'amélioration de la qualité d'eau rejoint l'idée que les réponses fonctionnelles des invertébrés peuvent être davantage régies par les conditions locales que par les facteurs large échelle (Statzner *et al.*, 2001a ; Johnson *et al.*, 2004 ; Statzner *et al.*, 2004 ; Bonada *et al.*, 2007a).

Pour finir, on précisera que le principal objectif de ce chapitre était d'utiliser les traits biologiques et écologiques en tant qu'aide à l'évaluation des réponses fonctionnelles des invertébrés, la pertinence de l'outil n'étant pas à remettre en cause (e.g. Bonada *et al.*, 2006). Différentes perspectives sur l'application de ces indicateurs à notre cas d'étude ont été proposées en ce sens à travers les précédentes discussions. Si notre but n'était donc pas d'apprécier la validité des fondements écologiques et/ou statistiques de l'approche, il semble que certaines améliorations méthodologiques soient envisageables. Par exemple, alors que le niveau d'identification au genre ou à la famille ne paraît pas avoir d'effet majeur sur le profil fonctionnel des communautés (Dolédéc *et al.*, 2000 ; Gayraud *et al.*, 2003), Péru (2010) montre que les fréquences d'utilisation des traits sont fortement dépendantes de la richesse taxonomique. Pour limiter cet effet, il suggère notamment de traduire les effectifs des espèces en degrés d'appartenance (définition proche des classes d'abondance) afin de mieux considérer le sens écologique des valeurs d'abondance propre à chaque taxon. De manière similaire, en déterminant l'amplitude maximale théorique de la plage de valeurs prises par chaque modalité de trait en fonction de la richesse taxonomique, on pourrait envisager un « rescaling » (i.e. un ré-échelonnage) des fréquences d'utilisation réelles de chacune de ces

modalités pour l'ensemble des dates ou des sites étudiés, par exemple sur un intervalle [0,1]. Enfin, une autre possibilité serait de considérer les profils de traits comme des tableaux multiples (ou « K-tableaux ») avec, par exemple, un tableau par date ou par site de la forme [taxons x traits]. Quelle que soit l'alternative proposée, l'objectif est de ne pas risquer de restreindre artificiellement (i.e. méthodologiquement) la variabilité des traits biologiques et écologiques afin de mieux discriminer les impacts potentiels associés.

**Variabilité spatiale des réponses des
communautés de macroinvertébrés
benthiques aux changements à long-terme
des conditions abiotiques en grande rivière**

Les chapitres précédents nous ont permis d'illustrer deux points essentiels concernant les changements hydroclimatiques et leurs conséquences sur les écosystèmes aquatiques continentaux. D'une part, on constate l'établissement d'un patron global d'évolution long-terme de la température de l'eau et des variations de débit, s'appliquant aux hydrosystèmes lotiques sur de vastes zones géographiques, à l'échelle de l'Europe (Langan *et al.*, 2001 ; EEA, 2007 ; Webb & Nobilis, 2007) ou plus largement, à l'échelle mondiale (IPCC, 2007 ; Chessman, 2009 ; Kaushal *et al.*, 2010). D'autre part, l'étude des macroinvertébrés benthiques montre que ces manifestations du changement climatique conduisent le plus souvent à des modifications des communautés, que ce soit en termes de structure taxonomique ou de composition fonctionnelle. Ainsi, on observe fréquemment une dérive temporelle progressive des assemblages vers des organismes globalement généralistes, euryèces et tolérants, et plus particulièrement eurythermes ou thermophiles et limnophiles (Fruget *et al.*, 2001 ; Daufresne *et al.*, 2004 ; Durance & Ormerod, 2007 ; Haidekker & Hering, 2008). De plus, ces caractéristiques écologiques tendent à favoriser les taxons dits méditerranéens, laissant présager d'une colonisation graduelle de ces populations vers le Nord au détriment des taxons natifs des milieux tempérés (Bonada *et al.*, 2007a), avec potentiellement des conséquences importantes pour la bioconservation, notamment dans le cas d'espèces endémiques de zones géographiquement restreintes (Walther *et al.*, 2002 ; Parmesan, 2006). La Loire moyenne n'échappe pas à l'ensemble de ces constations et s'inscrit tout à fait dans le profil global d'évolution des communautés en réponse au réchauffement de l'eau et à la réduction des débits (cf. chapitre 2).

En parallèle, nous avons également souligné l'existence possible de facteurs pouvant confondre les effets des changements climatiques sur les composantes biotiques et abiotiques des écosystèmes lotiques [voir aussi Daufresne *et al.* (2007) et Durance & Ormerod (2009)]. Dans le cas de la Loire moyenne, ce rôle confondant est tenu par la limitation des apports anthropiques en phosphore liée à une meilleure gestion de l'assainissement (cf. chapitre 2). L'amélioration de la qualité de l'eau qui en découle, *via* la baisse des concentrations en phosphates et la réduction consécutive des organismes phytoplanctoniques, conduit à modérer certaines conséquences néfastes des changements hydroclimatiques sur l'évolution de la structure taxonomique des assemblages d'invertébrés (cf. chapitre 3). Dans le cas de l'évolution de la composition fonctionnelle de la communauté, certains effets attendus du réchauffement de l'eau sont même complètement masqués (cf. chapitre 4). Ces alternatives partielles ont jusque-là (dans ce manuscrit) été considérées comme des évolutions locales au regard de leur échelle d'application, i.e. correspondant généralement à une gestion intégrée

sur l'unité « bassin-versant », et par opposition aux modifications du climat qui sont, elles, observées à travers le globe. Toutefois, la reproduction de schémas de gestion cohérents sur le territoire national, mais aussi de manière plus large, en particulier sous l'impulsion de Directives européennes (e.g. *Directive Eaux Résiduaires Urbaines*, *Directive Cadre sur l'Eau*), tend à généraliser l'observation de ces tendances confondantes liées à l'amélioration de la qualité d'eau (e.g. Bowes *et al.*, 2011).

L'objectif de ce chapitre est donc de confronter les patrons écologiques long-terme, biotiques et abiotiques, de différents sites en grands cours d'eau afin d'évaluer leur degré de similitude dans un contexte global. On se propose de mener cette étude selon deux échelles spatiales par l'intermédiaire d'une comparaison « longitudinale » de quatre sites en Loire moyenne (répartis sur environ 270 km) et d'une comparaison « inter-bassins » de la Loire moyenne, de la Seine et de la Meuse. Le but ici n'est pas de réaliser une analyse approfondie de chacun des sites – ce qui pourrait nécessiter un volume d'investigations proportionnel à celui développé jusque-là pour un site unique – mais plutôt de proposer une comparaison générale des grandes tendances long-terme observées et de tenter d'identifier les sources potentielles de variabilité. Cette thématique des approches « multi-sites » nous donne également l'opportunité d'utiliser des outils spécifiques d'exploration (statistique) faisant intervenir les méthodes dites « K-tableaux ». Développées depuis déjà quelques années (e.g. (Thioulouse & Chessel, 1987 ; Dolédec, 1988 ; Kroonenberg, 1989), elles permettent notamment de faire face à l'enrichissement constant des bases de données écologiques et devraient nous permettre, dans le cas présent, de vérifier plusieurs grandes hypothèses (e.g. Daufresne *et al.*, 2007).

D'après les éléments évoqués plus haut, on s'attend en premier lieu à observer une évolution commune forte des contextes environnementaux spécifiques aux différents sites, qu'ils soient positionnés sur le même cours d'eau (étude « longitudinale » de la Loire) ou sur des entités hydrographiques distinctes (étude « inter-bassins »). En particulier, quelle que soit l'échelle spatiale considérée, le patron global identifié devrait se manifester (i) par un réchauffement de la température de l'eau, (ii) par une réduction des débits moyens, et (iii) par une amélioration de la qualité de l'eau vis-à-vis des concentrations en phosphates (i.e. réduction) et des populations phytoplanctoniques (i.e. limitation).

En ce qui concerne les réponses écologiques des communautés de macroinvertébrés benthiques à ces tendances environnementales long-terme, une distinction est à considérer entre les deux échelles d'intégration. En effet, dans le cas de la Loire moyenne, les spécificités taxonomiques des quatre sites devraient être suffisamment limitées pour détecter un profil commun d'évolution des compositions structurelles (i.e. en taxons) et fonctionnelles (i.e. en traits), s'opérant sur la base des dérives biologiques constatées à Dampierre. En revanche, lors de la comparaison « inter-bassins », les mêmes spécificités taxonomiques risquent d'être plus marquées et de conduire à une atténuation du signal temporel partagé par les communautés en termes de modifications de structure. Dans ce cas précis, les traits biologiques des invertébrés présentent alors l'avantage de s'affranchir des disparités de compositions en taxons, autorisant la comparaison de communautés diversifiées selon un référentiel commun, y compris sur d'importantes échelles spatio-temporelles (Statzner *et al.*, 2001a ; Statzner *et al.*, 2004 ; Bonada *et al.*, 2006). On s'attend ainsi à ce que l'utilisation des traits permette la mise en évidence de réponses fonctionnelles similaires entre les différents hydrosystèmes étudiés, sous réserve que l'existence d'un patron environnemental global soit vérifiée.

I. Données et méthodologie

A. Comparaison « longitudinale »

1. Sites d'étude et données

La zone ciblée par la comparaison longitudinale de la Loire moyenne s'étend sur un linéaire d'environ 270 km (Figure 40). Les quatre sites étudiés correspondent, de l'amont vers l'aval, aux centrales nucléaires de Belleville-sur-Loire (« Belleville » ; 47,5°N ; 2,9°E), Dampierre-en-Burly (« Dampierre » ; 47,7°N ; 2,5°E), Saint-Laurent-des-Eaux (« St Laurent » ; 47,7°N ; 1,6°E) et Chinon-Avoine (« Chinon » ; 47,2°N ; 0,2°E). Le site de Belleville est situé à environ 70 km en aval de la confluence entre la Loire et l'Allier (i.e. la limite amont de la Loire moyenne) ; celui de Dampierre 40 km en aval de Belleville ; celui de St Laurent 100 km en aval de Dampierre ; et celui de Chinon 130 km en aval de St Laurent, soit 70 km en amont de la confluence entre la Loire et la Maine (i.e. la limite aval de la Loire moyenne).

Le suivi réglementaire réalisé au droit de chaque centrale permet l'acquisition de mesures continues journalières (calculées à partir de mesures tri-horaires) entre 1989 et 2008 (i.e. la plus longue période commune aux quatre sites) des paramètres physico-chimiques suivants : température de l'eau (T_e), débit (Q ; disponible seulement à partir de 1992 à Chinon), conductivité ($Cdté$), concentration en oxygène dissous (O_2) et pH. Ces enregistrements sont complétés par des relevés quasi-mensuels issus du suivi environnemental de l'Agence de l'Eau Loire-Bretagne (AELB) réalisé sur la même période (1989-2008) pour les matières en suspension (MES ; disponible seulement à partir de 1992 à Belleville), la demande biologique en oxygène à 5 jours (DBO_5), et les concentrations en nitrates (NO_3^-), en phosphates (PO_4^{3-}) et en chlorophylle-a (Chloro ; disponible seulement à partir de 1994 à Chinon). La station de Saint-Satur a ainsi été intégrée au site de Belleville (47,3°N ; 2,9°E ; localisée 20 km en amont du site), celle de Jargeau au site de Dampierre (47,9°N ; 2,1°E ; 40 km en aval), celle de Meung-sur-Loire au site de St Laurent (47,8°N ; 1,7°E ; 15 km en amont) et celle de Langeais au site de Chinon (47,3°N ; 0,4°E ; 20 km en amont).

En ce qui concerne les invertébrés, l'échantillonnage est réalisé pour chaque site au niveau de deux stations (i.e. une à l'amont et une à l'aval de la centrale, toujours dans le cadre des suivis réglementaires), quatre fois par an entre les mois de mai et octobre (seulement à partir de 2001 à Chinon, deux fois par an auparavant), sur la période 1989-2008. Les

prélèvements ont été effectués selon le protocole IQBG entre 1989 et 1994 et selon le protocole normalisé IBGN entre 1995 et 2008 (voir l'encadré « Note sur les protocoles d'échantillonnage » dans le chapitre 3). Les taxons Hydrozoa, Bryozoa, Porifera, Hydrachnidia, Nematoda et Oligochaeta ont été supprimés des analyses pour éviter les biais d'identification et/ou de quantification. Le niveau d'identification des individus a été harmonisé à la famille conduisant à une liste finale de 115 taxons.

Les données biologiques sont complétées par la description des huit traits biologiques et huit traits écologiques (35 et 14 modalités, respectivement) utilisés dans le chapitre précédent (i.e. ceux décrits dans le Tableau 14 ; voir aussi Tachet *et al.*, 2006) et adaptés ici à la liste taxonomique de 115 familles identifiées sur les quatre sites de la Loire.

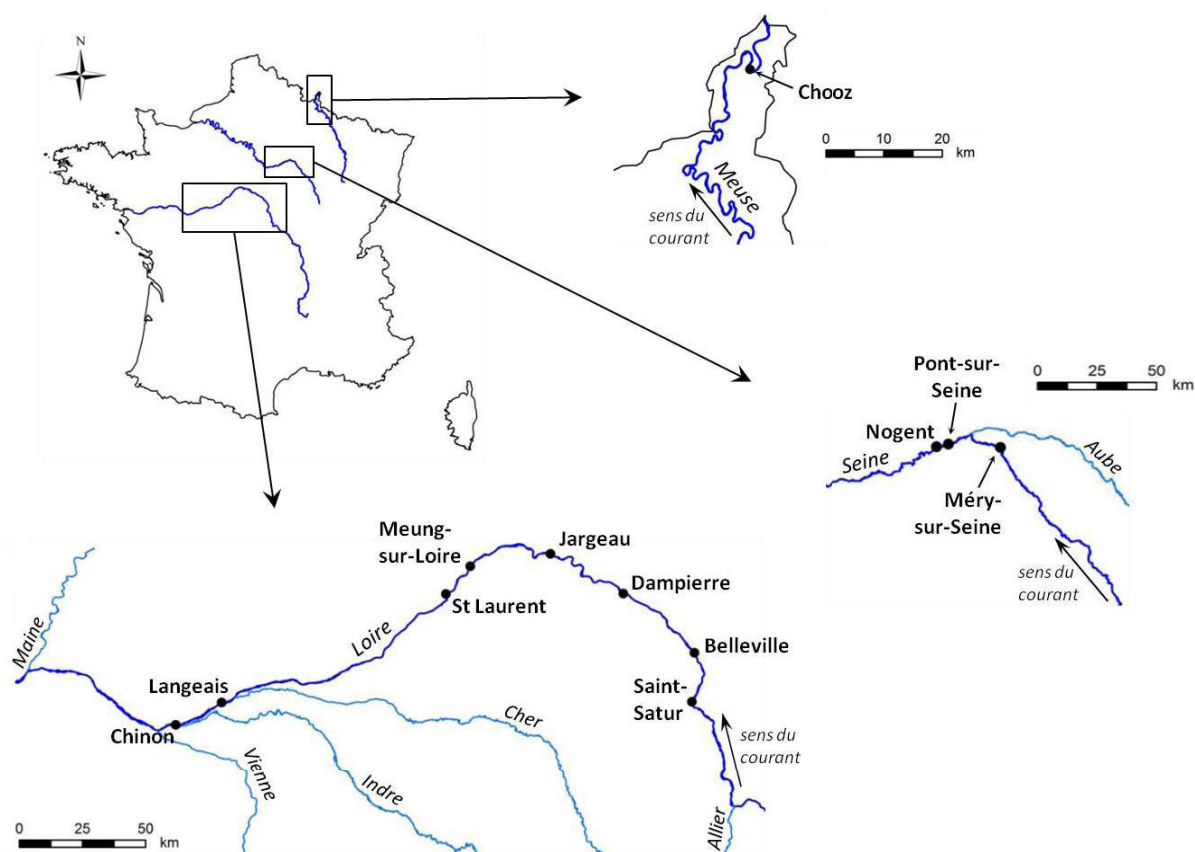


Figure 40 : Localisation des sites de mesure des paramètres abiotiques et d'échantillonnage des invertébrés sur la Loire moyenne (en bas à gauche), sur la Seine (à droite) et sur la Meuse (en haut).

2. Elaboration des K-tableaux

Malgré une fréquence moyenne de quatre prélèvements d'invertébrés par an sur les quatre sites, la définition des périodes utilisées dans le chapitre 3 (i.e. pour le site de Dampierre seul) ne permet pas ici de conserver un nombre de réplicats suffisamment élevé. Afin d'obtenir des plans d'échantillonnage homogènes entre les différentes années et entre les différents sites, nous avons donc défini 2 « saisons » comme suit : saison 1 = [5 juin -5 août] ; saison 2 = [6 août -5 octobre]. Après exclusion des prélèvements effectués en-dehors de ces deux périodes, les tableaux faunistiques sont constitués de 39 campagnes effectuées à Belleville entre 1989 et 2008, 40 à Dampierre, 40 à St Laurent et 39 à Chinon, chacune réalisée sur les 2 stations. Une analyse d'inertie interclasses (cf. chapitre 3) menée sur ces quatre tableaux permet alors pour chacun d'entre eux de vérifier (i) la contribution prépondérante des variations inter-annuelles à l'inertie totale des jeux de données ($34\% \pm 6$, en moyenne), et (ii) la faible contribution des variations inter-stationnelles à cette même inertie ($2\% \pm 1$, en moyenne). Au regard de ces résultats, nous avons donc considéré une nouvelle fois la variabilité spatiale comme négligeable et les prélèvements réalisés lors d'une même campagne ont été agrégés au sein de chaque tableau faunistique.

Nous avons ensuite utilisé l'approche développée dans le chapitre précédent visant à travailler uniquement sur un cortège de taxons considéré comme représentatif d'une communauté plus large. Les écosystèmes inféodés aux quatre sites positionnés sur la Loire moyenne ayant *a priori* des caractéristiques et des fonctionnements assez proches, nous avons appliqué les mêmes critères de sélection que ceux employés dans l'étude spécifique de Dampierre (en particulier les critères qualitatifs concernant la définition d'une probabilité de présence ; se référer au chapitre 4 pour les détails des calculs). Au sein de chaque tableau, seules les familles d'invertébrés présentant une fréquence d'occurrence supérieure à 2%, une probabilité de présence *Pri* supérieure ou égale à 5% et une discrimination pour les traits « Température » et « Degré de trophie » supérieure ou égale à 25% ont ainsi été conservées. Tous sites confondus, cette approche permet de réduire la liste initiale à 38 taxons considérés comme les plus représentatifs. Pour finir, les deux campagnes manquantes (une à Belleville et une à Chinon) ont été remplacées par la moyenne des campagnes des tableaux respectifs et les abondances ont été transformées en $\ln(x + 1)$.

L'ensemble de ces analyses préliminaires conduit alors à la constitution du premier K-tableaux « taxonomique » défini comme le cube de données [40 campagnes x 38 taxons x 4 sites]. Pour chaque site, le tableau d'abondances ln-transformées [40 campagnes x 38 taxons] est ensuite croisé avec le tableau des huit traits biologiques (35 modalités) décrits pour les 38 familles d'invertébrés, afin d'obtenir le second K-tableaux « traits », défini comme le cube [40 campagnes x 35 modalités x 4 sites]. Enfin, le troisième K-tableaux « environnemental » correspond aux valeurs moyennes des dix paramètres physico-chimiques calculées, pour chaque saison et pour chaque site, sur une période intégrant le temps de réponse optimal des invertébrés (i.e. 126 jours ; cf. chapitre 3), soit sur la période [30 janvier – 4 août] pour la saison 1 et sur la période [2 avril – 4 octobre] pour la saison 2. Ce K-tableaux est donc défini comme le cube [40 campagnes x 10 variables x 4 sites], pour lequel les valeurs manquantes sont remplacées par la moyenne du paramètre considéré dans le tableau correspondant.

3. Analyses statistiques

Le principe général des méthodes dites « K-tableaux » consiste à identifier une structure commune aux différents sous-tableaux, appelée aussi compromis. Dans le cas présent, cette structure compromis sera recherchée entre les quatre sites de la Loire moyenne. Les tableaux étant ici doublement appariés (i.e. par les lignes et par les colonnes) au sein de chaque cube de données, nous avons opté pour l'Analyse Triadique Partielle (ATP ; Thioulouse & Chessel, 1987), méthode reconnue pour sa performance dans ce type de configuration. Une ATP a donc été réalisée sur chaque K-tableaux, les variables du cube « environnemental » étant préalablement normalisées par site, les familles du cube « taxonomique » centrés également par site, et les modalités du cube « traits » préparées par Analyse des Correspondances Floue (ACF). Une ATP supplémentaire a par ailleurs été appliquée au K-tableaux « environnemental » réduit aux cinq variables d'intérêt majeur Te , Q , NO_3^- , PO_4^{3-} et $Chloro$ (considérées comme telles d'après les résultats des précédents chapitres).

Pour chaque analyse, un score factoriel est attribué à chacun des sous-tableaux, permettant de définir l'écart entre les différents sites, ou « interstructure ». Le degré de similarité entre chaque structure individuelle (site) et la structure de référence (compromis) a également été évalué grâce au calcul de coefficients RV (pouvant être vus comme des coefficients de corrélation dans l'espace) entre les projections sur le premier factoriel de l'analyse des quatre sites et celle du compromis (Bady *et al.*, 2004).

Pour finir, le lien global entre tendances environnementales (des cinq variables majeures) et évolutions des compositions taxonomiques et fonctionnelles a été estimé d'après les valeurs des coefficients RV issus des analyses de coinertie réalisées entre les couples de structures compromis (Thioulouse *et al.*, 2004).

B. Comparaison « inter-bassins »

1. Sites d'étude et données

Les trois zones d'étude ciblées par la comparaison « inter-bassins » sont localisées sur la Loire moyenne, la Seine et la Meuse (Figure 40), et correspondent respectivement au voisinage des centrales nucléaires de Dampierre-en-Burly (« Dampierre » ; 47,7°N ; 2,5°E), Nogent-sur-Seine (« Nogent » ; 48,5°N ; 3,5°E) et Chooz (50,1°N ; 4,8°E). Pour la Loire, la description des données utilisées est la même que celle présentée dans la partie I.A.1 pour les sites de Dampierre et Jargeau. Seule la chronique étudiée a été réduite à la période 1995-2008 (i.e. la plus longue période commune aux trois sites).

Pour la Seine, le suivi réglementaire au droit de la centrale de Nogent a permis un enregistrement journalier en continu des paramètres T_e , Cdté, O_2 et pH, ainsi qu'une mesure mensuelle des concentrations en NO_3^- , PO_4^{3-} et Chloro. Des valeurs continues journalières de débit (Q) étaient également disponibles à la station de Pont-sur-Seine (10 km en amont de Nogent ; 48,5°N ; 3,6°E), suivie par l'Agence de l'Eau Seine-Normandie (AESN). Ces enregistrements ont été complétés par des mesures mensuelles de MES et DBO_5 effectuées sur le site de Méry-sur-Seine (45 km en amont de Nogent ; 48,5°N ; 3,9°E), suivi par la Direction Régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement (DREAL) Ile-de-France. L'ensemble de ces données environnementales a été harmonisé à une fréquence mensuelle sur la période 1995-2008. En ce qui concerne l'échantillonnage de la faune benthique, il a été assuré sur trois stations autour de la centrale de Nogent (i.e. à l'amont, à l'aval proche et à l'aval lointain) dans le cadre du suivi hydrobiologique réglementaire. Les prélèvements ont été réalisés entre 1995 et 2008 à une fréquence biannuelle, avec un premier échantillonnage entre mai et juillet et un second entre septembre et novembre. Le protocole IQBG a été employé de 1995 à 2002 et le protocole IBGN de 2003 à 2008. Comme précédemment, les taxons Hydrozoa, Bryozoa, Porifera, Hydrachnidia, Nematoda et Oligochaeta ont été supprimés et le niveau d'identification a été harmonisé à la famille, ramenant la liste taxonomique finale de Nogent à 82 familles d'invertébrés. Ces taxons ont ensuite été décrits pour les huit traits biologiques et les huit traits écologiques (i.e. ceux utilisés pour la comparaison longitudinale) d'après Tachet *et al.* (2006).

Au niveau de la Meuse, le suivi réglementaire de la centrale de Chooz a permis l'acquisition de valeurs continues journalières de température de l'eau (Te) et de mesures mensuelles des paramètres Cdté, O₂, pH, MES, DBO₅, NO₃⁻, PO₄³⁻ et Chloro. Les données ont été complétées par des enregistrements de débit (Q) assurés au voisinage de la centrale par l'*Agence de l'Eau Rhin-Meuse (AERM)*. L'ensemble des mesures a été ramené à une fréquence mensuelle sur la période 1995-2008. Contrairement à la Loire et à la Seine, les invertébrés benthiques de la Meuse à Chooz n'ont pas pu être échantillonnés à pied, rendant impossible l'utilisation des protocoles IQBG ou IBGN. Ils ont donc été remplacés par le protocole IQBP (Indice de Qualité Biologique Potentielle ; Verneaux *et al.*, 1976) ayant recours à la colonisation de substrats artificiels par les invertébrés. Dans le cadre du suivi hydrobiologique de la centrale, ces prélèvements ont été effectués de manière trimestrielle entre 1995 et 2008, au niveau de trois stations (i.e. amont, aval proche et aval lointain). Après suppression des taxons Hydrozoa, Bryozoa, Porifera, Hydrachnidia, Nematoda et Oligochaeta et harmonisation du niveau d'identification à la famille, 70 familles d'invertébrés composaient la liste taxonomique finale de Chooz. Comme précédemment, ces taxons ont été décrits pour les huit traits biologiques et les huit traits écologiques (Tachet *et al.*, 2006).

2. *Elaboration des K-tableaux*

De la même manière que lors de la comparaison longitudinale des quatre sites de la Loire, les campagnes d'échantillonnage réalisées à Nogent et à Chooz ont été redéfinies sur les deux saisons telles que saison 1 = [5 juin -5 août] et saison 2 = [6 août -5 octobre]. L'exclusion des prélèvements effectués en dehors de ces périodes nous a conduits à conserver 23 campagnes pour la Seine et 27 campagnes pour la Meuse, chacune réalisée sur les 3 stations du site considéré entre 1995 et 2008. Une analyse d'inertie interclasses appliquée à ces tableaux permet à nouveau de vérifier que les tendances long-terme constituent bien le facteur principal de variabilité des jeux de données (contribution à l'inertie totale de 38% à Nogent et 33% à Chooz), par opposition aux variations inter-stationnelles qui demeurent négligeables (4 et 7%, respectivement). Comme précédemment, les prélèvements réalisés lors d'une même campagne ont donc été agrégés au sein de chaque tableau faunistique.

Les listes taxonomiques de Nogent et Chooz ont ensuite été ajustées par une approche de sélection des familles d'invertébrés. Ces deux sites ayant des situations biogéographiques assez proches de celle de Dampierre (i.e. région « 13a, basses terres océaniques » de la Limnofauna Europaea de Illies ; voir Tachet *et al.*, 2006) et étant, *a priori*, soumis au même

patron environnemental global, les critères quantitatifs (fréquence d'occurrence $> 2\%$) et qualitatifs ($Pri \geq 5\%$; discrimination thermique et trophique $\geq 25\%$) ont été conservés et appliqués à chaque tableau faunistique. Un total de 31 taxons à Nogent et 30 taxons à Chooz a été ainsi sélectionné. Enfin, les campagnes manquantes ont été remplacées par la moyenne des campagnes des tableaux respectifs et les abondances ont été transformées en $\ln(x + 1)$.

Contrairement à l'étude précédente, les spécificités de composition en taxons des trois sites conduisent à définir le premier K-tableaux « taxonomique » non plus comme un cube de données, mais comme l'association des sous-tableaux, de dimensions différentes, suivants : [28 campagnes x 32 taxons] pour la Loire, [28 campagnes x 31 taxons] pour la Seine et [28 campagnes x 30 taxons] pour la Meuse. A l'inverse, les traits biologiques étant décrits par le même nombre de catégories (35 modalités) quel que soit le site considéré (et le nombre de taxons répertoriés), le croisement avec les tableaux d'abondance respectifs permet d'obtenir le second K-tableaux « traits » défini comme le cube [28 campagnes x 35 modalités x 3 sites]. Pour finir, le troisième K-tableaux « environnemental » correspond au cube [28 campagnes x 10 variables x 3 sites] pour lequel les variables sont calculées comme les moyennes sur la période [30 janvier – 4 août] pour les campagnes effectuées au cours de la saison 1 ou sur la période [2 avril – 4 octobre] pour celles effectuées lors de la saison 2. Dans le cas de valeurs manquantes, elles sont remplacées par la moyenne du paramètre considéré pour le site correspondant. Le K-tableaux « environnemental » réduit aux cinq variables d'intérêt majeur (Te, Q, NO_3^- , PO_4^{3-} , Chloro) est également mis en forme pour une étude spécifique.

3. Analyses statistiques

La seule différence avec l'étude comparative des quatre sites Loire tient au fait que le K-tableaux « taxonomique » est ici apparié uniquement par les lignes (le nombre de colonnes étant variable entre les sous-tableaux). L'utilisation de l'Analyse Triadique Partielle étant exclue dans cette configuration, elle a été remplacée par une analyse équivalente spécifique aux K-tableaux simplement appariés, l'Analyse Factorielle Multiple (AFM ; Escofier & Pagés, 1994), dont le principe de construction d'une structure compromis reste inchangé. Les autres K-tableaux sont analysés par ATP, après préparation éventuelle des données (voir la partie I.A.3), et les liens entre les évolutions environnementales globales et les réponses structurelles et fonctionnelles des invertébrés sont appréhendés par une analyse de coinertie appliquée aux compromis respectifs.

II. Variabilité « longitudinale » des réponses des communautés d'invertébrés de la Loire moyenne

A. Contextes environnementaux

L'Analyse Triadique Partielle menée sur le K-tableaux « environnemental » complet (10 variables) établit une interstructure fortement homogène entre les quatre sites de la Loire moyenne (Figure 41a). Dampierre et St Laurent présentent la plus forte structure commune (ou « costructure »), Belleville étant un peu plus éloigné et Chinon présentant la particularité la plus marquée. On constate également que les proximités entre les sous-tableaux respectent l'ordination longitudinale des sites. De plus, l'interstructure observée entre les sites est totalement conservée lors de la réduction du nombre de variables (Figure 41b).

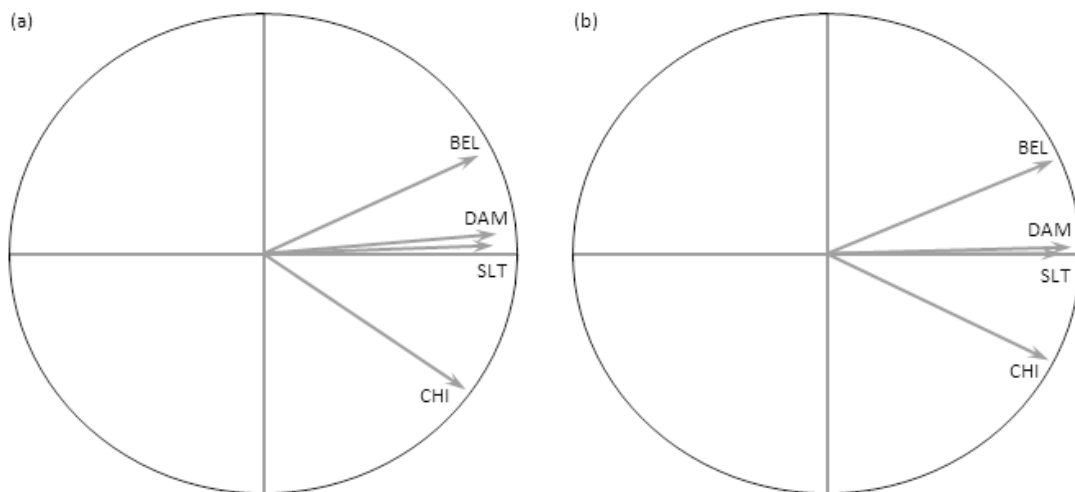


Figure 41 : Interstructures issues des ATP réalisées (a) sur le K-tableaux « environnemental » complet et (b) sur le K-tableaux « environnemental » réduit aux 5 variables majeures. Les flèches représentent les écarts entre les quatre sites de la Loire (BEL = Belleville ; DAM = Dampierre ; SLT = St Laurent ; CHI = Chinon).

D'après ces premiers résultats graphiques, on peut estimer que le compromis identifié par l'ATP constituera bien une représentation fidèle de la forte structure commune aux quatre tableaux environnementaux. Ce constat est effectivement confirmé statistiquement par les relations individuelles entre chacun des sites et le compromis, retranscrites par les coefficients RV : 0,90 pour Belleville ; 0,97 pour Dampierre ; 0,91 pour St Laurent ; et 0,87 pour Chinon dans le cas des tableaux complets (respectivement 0,89 ; 0,98 ; 0,89 ; 0,87 dans le cas des tableaux réduits). Outre des valeurs très élevées pour les quatre sites, ces coefficients corroborent également les proximités mises en évidence par l'interstructure.

Par conséquent, il est tout à fait logique de retrouver des relations entre les différents paramètres assez similaires à celles observées pour Dampierre lors de son étude spécifique (Figure 42a ; cf. chapitre 2). De même, l'évolution long-terme significative du contexte environnemental est évidente (Figure 42b ; voir Annexe 9 pour les évolutions des différents paramètres sur les quatre sites). En outre, elle traduit bien la tendance à la réduction des concentrations en phosphates et en chlorophylle, ainsi que de l'ensemble des paramètres liés à cette baisse des populations phytoplanctoniques (pH, DBO₅, MES, O₂). On vérifie également l'augmentation progressive des nitrates au cours du temps. Ces tendances, qui étaient déjà constatées à Dampierre, sont ici généralisées à l'ensemble de la Loire moyenne. En revanche, l'évolution hydroclimatique est moins nette, avec un gradient quasiment orthogonal à la tendance temporelle long-terme (Figure 42a,b). Pour le débit, il semble que l'évolution sur ces deux décennies soit essentiellement conditionnée par les deux dernières années particulièrement pluvieuses (cf. chapitre 2). En ce qui concerne la température, les variations inter-annuelles apparaissent prépondérantes sur la tendance long-terme, avec notamment une distinction assez marquée de 1997 et 2003, liée vraisemblablement aux épisodes de réchauffement majeur répertoriés ces années-là. Dans les deux cas, ces observations peuvent s'expliquer par l'absence dans la chronique étudiée de la décennie 1979-1988, pour laquelle nous avons souligné le caractère exacerbé du réchauffement de l'eau et de la réduction de débit (chapitre 2). Pour finir, on constate que l'ensemble de ces résultats reste valable dans le cas de l'étude ciblée des cinq variables majeures, malgré une légère rotation des projections sur le premier plan factoriel (Figure 42c,d).

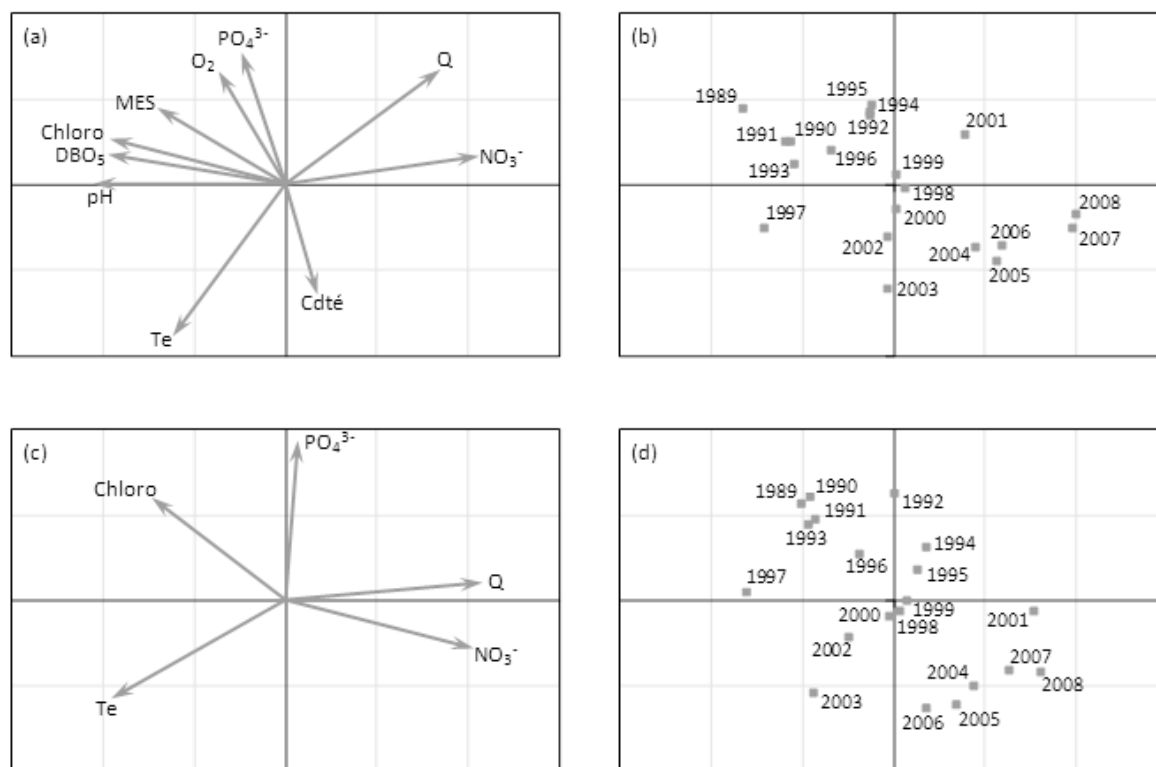


Figure 42 : Ordination des variables (a et c) et des campagnes annuelles moyennes (b et d) des compromis sur le premier plan factoriel des ATP réalisées pour les quatre sites de la Loire, respectivement, sur le K-tableaux «environnemental» complet et sur le K-tableaux « environnemental » réduit.

B. Réponses structurelles des invertébrés

A l'instar de l'évolution environnementale commune aux quatre sites, l'interstructure identifiée par l'ATP réalisée sur le K-tableaux « taxonomique » apparaît très marquée (Figure 43). Dans le cas présent, seul le site de Belleville se distingue des trois autres, qui se révèlent eux particulièrement proches. Bien qu'étant un peu plus faibles que pour la comparaison environnementale, les relations individuelles entre les sous-tableaux et le tableau compromis restent suffisamment élevées pour légitimer le principe de construction de cette structure moyenne. En effet, les coefficients RV mesurant la similarité entre la communauté théorique du compromis et celles observées sur les sites sont de 0,65 pour Belleville ; 0,89 pour Dampierre ; 0,87 pour St Laurent ; et 0,74 pour Chinon.

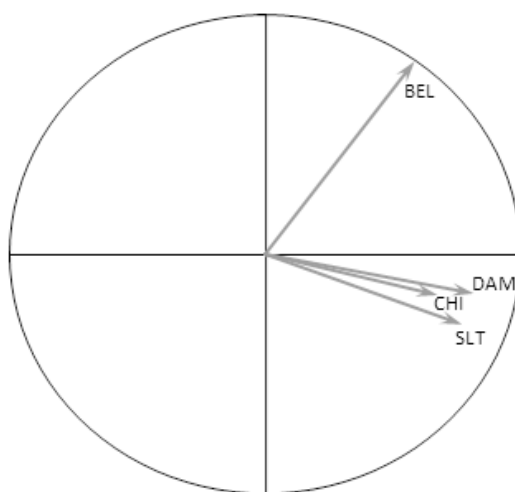


Figure 43 : Interstructure issue de l'ATP réalisée sur le K-tableaux « taxonomique ». Les flèches représentent les écarts entre les quatre sites de la Loire (BEL = Belleville ; DAM = Dampierre ; SLT = St Laurent ; CHI = Chinon).

L'évolution temporelle globale des communautés d'invertébrés de la Loire moyenne, répertoriée dans le tableau compromis, est majoritairement projetée sur le premier axe factoriel de l'analyse (c. 40% de l'inertie totale), qui témoigne d'une tendance long-terme très significative sur la période 1989-2008 étudiée (Figure 44). On remarque également que le changement graduel des assemblages au cours des 20 ans discrimine deux grandes phases qui présentent des « degrés » de modification équivalents (i.e. des pentes équivalentes), séparées par un shift important survenu entre les années 2001 et 2002. En termes de composition taxonomique, la distribution des abondances des 38 familles sur l'axe montre que les

premières années sont principalement caractérisées par la présence de taxons tels que les Ephemerellidae et les Heptageniidae (Ephemeroptera). D'après les investigations menées à Dampierre, « l'affinité » relative de ces familles pour cette période de la chronique est à relier à leur déclin progressif au cours du temps (chapitre 3). De manière analogue, on constate que des taxons qui apparaissaient après 1995 et présentaient des abondances croissantes contribuent fortement aux scores des dernières années sur l'axe factoriel. Parmi eux, on retrouve à la fois des invertébrés considérés comme polluo-sensibles – les Brachycentridae et les Philopotamidae (Trichoptera) – et des espèces invasives telles que *Corbicula sp.* (Bivalvia, Corbiculidae) et, avec un rôle majeur dans l'ordination (lié à une présence marquée à Belleville et, dans une moindre mesure, à Dampierre), *Chelicorophium curvispinum* (Amphipoda, Corophiidae).

Pour finir, d'après l'analyse de coinertie réalisée entre le compromis « environnemental » et le compromis « taxonomique », le lien entre l'évolution long-terme du contexte hydroclimatique et de qualité d'eau et les réponses structurales des communautés d'invertébrés est relativement clair, avec une « corrélation » de 58%.

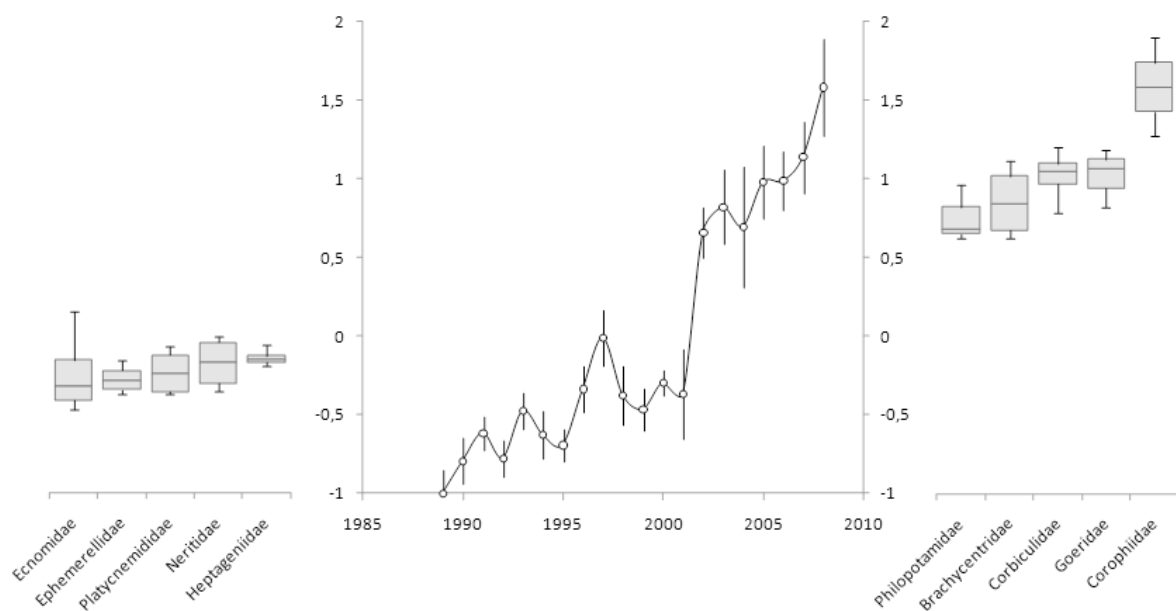


Figure 44 : Ordination des campagnes annuelles moyennes du compromis (courbe noire) sur le premier axe factoriel de l'ATP réalisée sur le K-tableaux « taxonomique » pour les quatre sites de la Loire (au milieu ; les barres d'erreur correspondent à l'écart type des quatre trajectoires individuelles). Les boxplots représentent la variabilité inter-sites des distributions d'abondance des 10 taxons les plus caractéristiques des années extrêmes (à gauche : les années les plus anciennes ; à droite : les années les plus récentes).

C. Réponses fonctionnelles des invertébrés

La dernière ATP, réalisée sur le K-tableaux « traits », concerne la comparaison des évolutions fonctionnelles des quatre sites de la Loire moyenne. Une nouvelle fois, l'interstructure se révèle fortement homogène, avec des proximités semblables à celles observées pour la comparaison environnementale (Figure 45). Ces observations graphiques sont également confirmées par de fortes relations individuelles entre les sous-tableaux et le compromis, avec des coefficients RV de 0,80 pour Belleville ; 0,86 pour Dampierre ; 0,81 pour St Laurent ; et 0,74 pour Chinon.

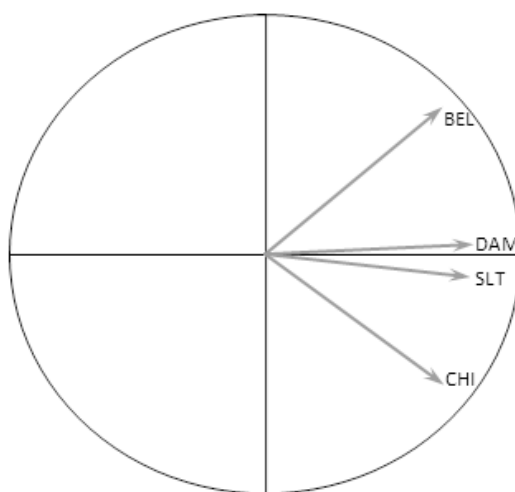


Figure 45 : Interstructure issue de l'ATP réalisée sur le K-tableaux « traits ». Les flèches représentent les écarts entre les quatre sites de la Loire (BEL = Belleville ; DAM = Dampierre ; SLT = St Laurent ; CHI = Chinon).

En termes de composition fonctionnelle des communautés, l'évolution globale des traits biologiques suit une forte tendance long-terme entre 1989 et 2008, majoritairement projetée sur le premier axe factoriel de l'ATP (c. 40% de l'inertie totale ; Figure 46). Par contre, les variations inter-annuelles oscillant autour de cette trajectoire principale apparaissent moins prononcées que dans le cas de la structure taxonomique. En particulier, s'il semble que la distinction des périodes 1989-2001 et 2002-2008 soit globalement conservée, la séparation entre les deux phases est davantage remarquable par l'accentuation du « taux » de modification (i.e. l'augmentation de la pente) à partir de 2002 que par la variation absolue (i.e. le shift) entre les années charnières.

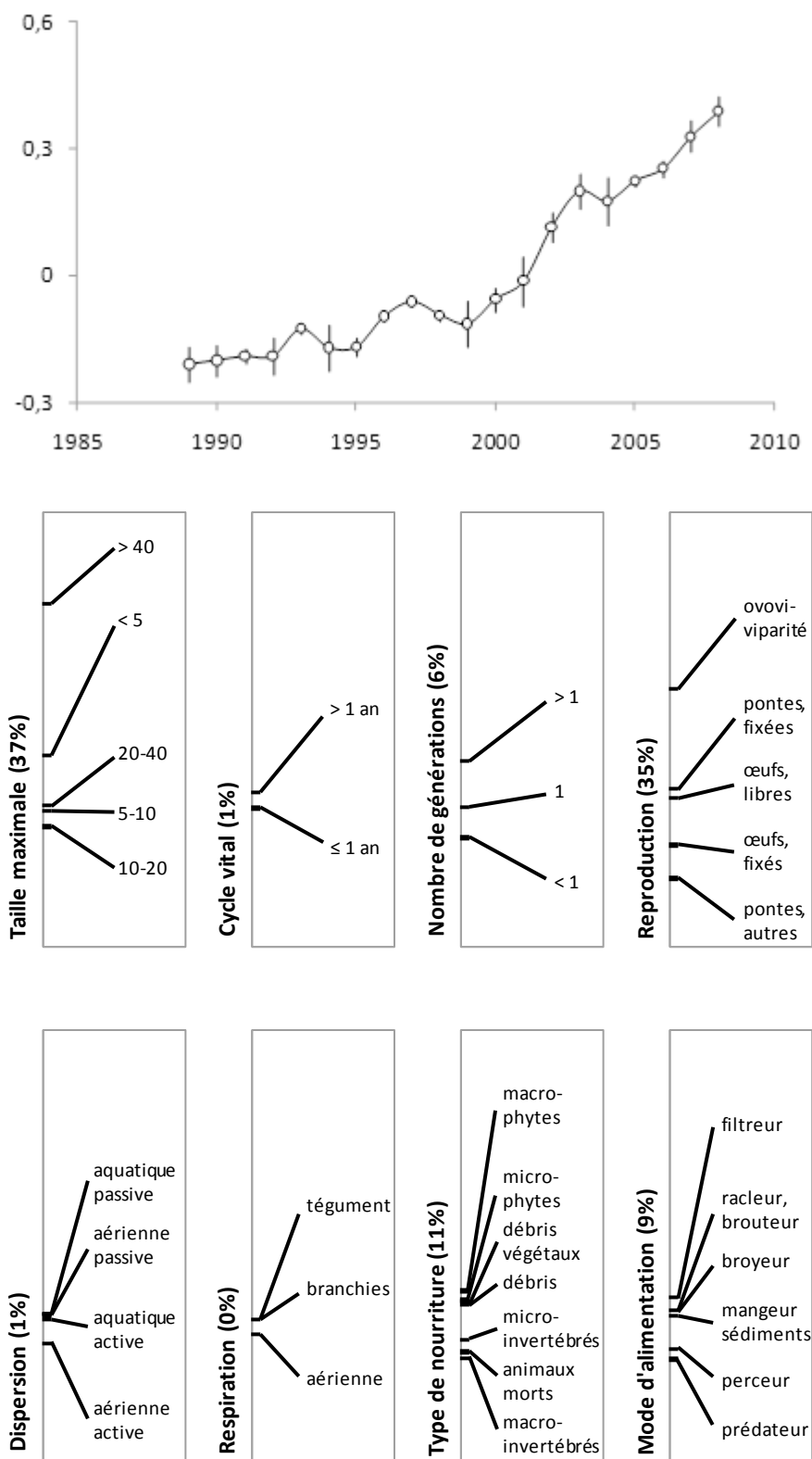


Figure 46 : Ordination des campagnes annuelles moyennes du compromis (courbe noire) sur le premier axe factoriel de l'ATP réalisée sur le K-tableaux « traits » pour les quatre sites de la Loire (en haut ; les barres d'erreur correspondent à l'écart type des quatre trajectoires individuelles). La distribution moyenne (sur une échelle proportionnelle) des scores des modalités est représentée pour chaque trait biologique (en bas). Le pourcentage entre parenthèse renseigne sur la contribution totale du trait à l'ordination du tableau compromis.

Par ailleurs, l'étude détaillée des profils biologiques met en évidence d'importantes disparités de contribution des traits à l'ordination du compromis (Figure 46). Ainsi, les traits « Cycle vital », « Dispersion » et « Respiration » peuvent être considérés comme totalement négligeables dans l'instauration de l'évolution long-terme globale constatée (0-1% de contribution). De même, le trait « Nombre de générations/an » y joue un rôle largement minoritaire (6%). Les traits liés à l'alimentation des organismes (« Type de nourriture » et « Mode de nutrition ») ont, eux, un effet plus conséquent sur les réponses fonctionnelles, avec une contribution cumulée de 20%. La distribution des modalités de ces deux traits retranscrit principalement une augmentation de la présence relative des consommateurs I (i.e. des organismes se nourrissant de végétaux, vivants ou décomposés, par filtration, raclage, broyage, etc.) au cours du temps, par opposition aux consommateurs II (i.e. des organismes perceurs ou prédateurs se nourrissant d'animaux vivants ou morts). Enfin, seuls les traits « Taille maximale » et « Reproduction » contribuent de manière véritablement significative aux tendances fonctionnelles, à hauteur de 37 et 35%, respectivement. En outre, cette forte implication semble essentiellement conditionnée par la nette prépondérance des organismes de grande taille (> 40 mm) et/ou effectuant une reproduction ovovivipare lors des dernières années. Dans une moindre mesure, les organismes de très petite taille (< 5 mm) présentent également des proportions plus fortes en fin de chronique.

Pour finir, l'analyse de coinertie entre le compromis « environnemental » et le compromis « traits » souligne le lien évident entre l'évolution long-terme du contexte hydroclimatique et de qualité d'eau et les réponses fonctionnelles des communautés d'invertébrés, avec une « corrélation » de 57%, quasiment identique à celle déterminée lors de la comparaison taxonomique.

III. Variabilité « inter-bassins » des réponses des communautés d'invertébrés de la Loire moyenne, de la Seine et de la Meuse

A. Contextes environnementaux

Bien que localisés cette fois-ci sur trois entités hydrographiques distinctes, les sites comparés restent relativement homogènes en termes d'évolution long-terme des contextes environnementaux sur la quinzaine d'années communes étudiées (1995-2008). Cette homogénéité est reflétée par la forte interstructure issue de l'ATP, quel que soit le panel de paramètres physico-chimiques considéré (Figure 47). Si, dans un contexte environnemental général, la Seine se distingue quelque peu du couple Loire moyenne-Meuse (Figure 47a), l'étude ciblée des variables hydroclimatiques et des concentrations en nitrates, phosphates et chlorophylle conduit à une répartition plus équilibrée des sites, la Loire occupant alors une position intermédiaire (Figure 47b). Ces éléments se traduisent statistiquement dans les deux configurations par des valeurs élevées de coefficients RV, plus homogènes dans le cas du tableau réduit. En effet, les relations individuelles entre le compromis du tableau à 10 variables et les sous-tableaux sont de 0,87 pour la Loire ; 0,68 pour la Seine ; et 0,83 pour la Meuse. Elles sont respectivement de 0,90 ; 0,80 ; et 0,79 pour la comparaison du compromis à 5 variables avec les différents sites.

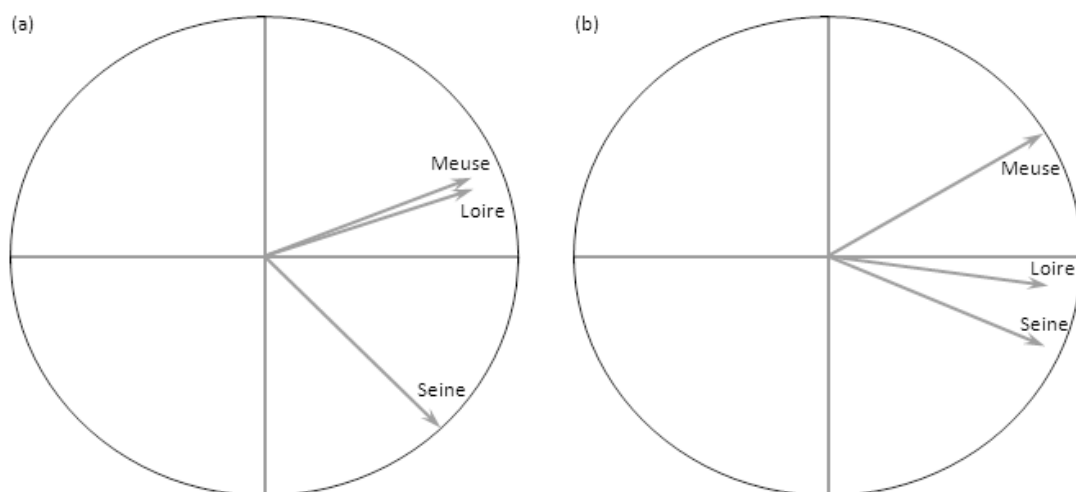


Figure 47 : Interstructures issues des ATP réalisées (a) sur le K-tableaux « environnemental » complet et (b) sur le K-tableaux « environnemental » réduit aux 5 variables majeures. Les flèches représentent les écarts entre les sites des trois bassins respectifs.

En ce qui concerne la tendance globale du contexte environnemental et les évolutions temporelles des différents paramètres (voir Annexe 10 pour les évolutions sur les trois sites), la similitude des comportements de la Seine et de la Meuse avec celui de la Loire aboutit à des résultats très proches de ceux discutés dans la partie II.A. En l'occurrence, quel que soit le tableau considéré (complet ou réduit), le principal gradient temporel suit de manière cohérente la diminution des paramètres PO_4^{3-} et Chloro et des variables associées (Figure 48). De plus, l'influence des paramètres hydroclimatiques reste davantage exercée par l'intermédiaire des variations inter-annuelles qu'à travers l'évolution long-terme. Par exemple, on retrouve la distinction de 2003 due à son positionnement à une extrémité de ce gradient, conséquence directe de l'épisode de canicule observé cette année-là.

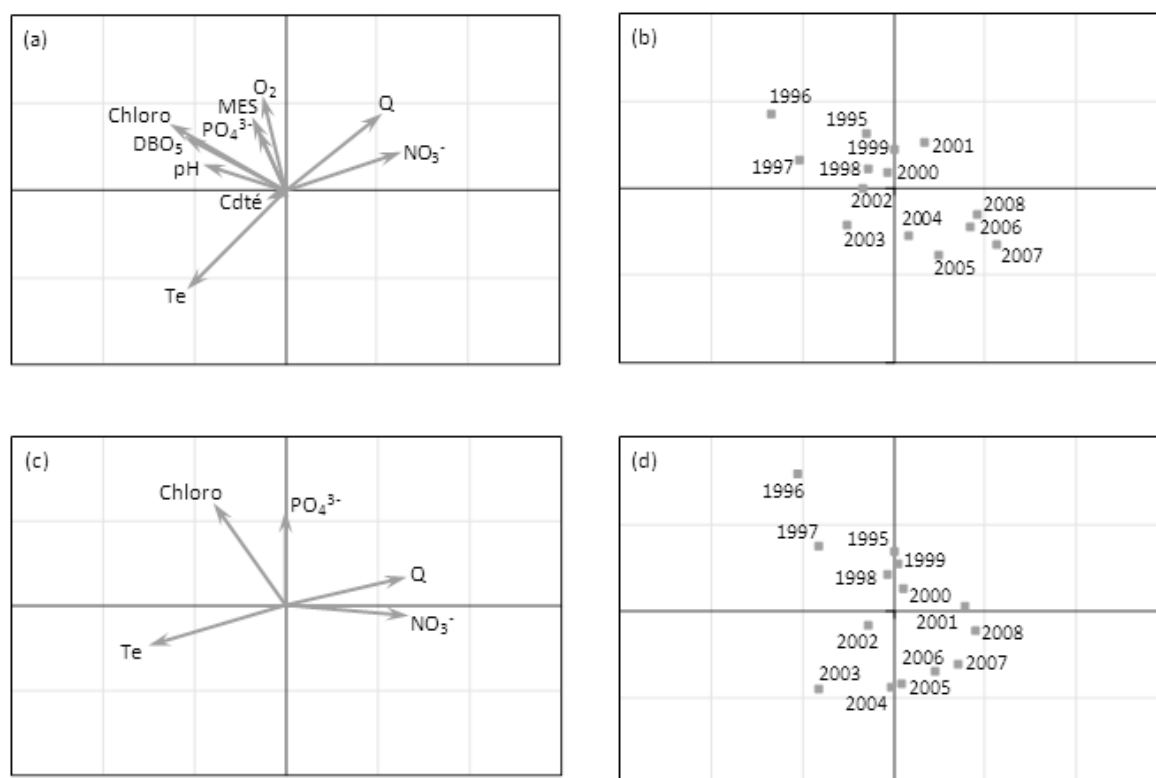


Figure 48 : Ordination des variables (a et c) et des campagnes annuelles moyennes (b et d) des compromis sur le premier plan factoriel des ATP réalisées pour les sites des trois bassins, respectivement, sur le K-tableaux « environnemental » complet et sur le K-tableaux « environnemental » réduit.

B. Réponses structurelles des invertébrés

Malgré les spécificités de composition structurelle des différents sites, l'AFM réalisée sur le K-tableaux « taxonomique » permet également de constater une forte interstructure entre les trois cours d'eau respectifs (Figure 49). De manière analogue à la comparaison des tendances environnementales, la Loire moyenne occupe une position intermédiaire entre la Seine et la Meuse. Ces relations sont respectées en ce qui concerne les similarités individuelles avec le compromis, comme en attestent les coefficients RV de 0,85 pour la Loire ; 0,80 pour la Seine ; et 0,80 pour la Meuse.

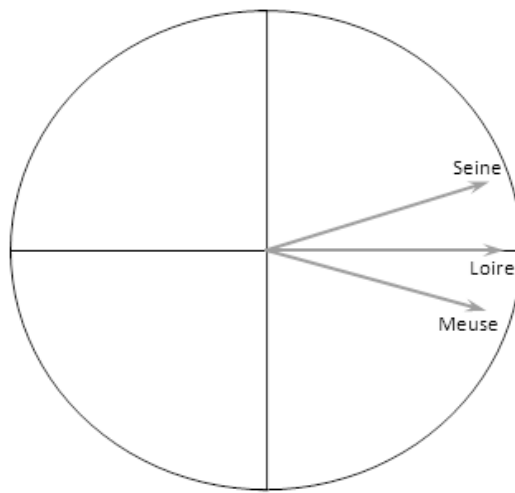


Figure 49 : Interstructure issue de l'AFM réalisée sur le K-tableaux « taxonomique ». Les flèches représentent les écarts entre les sites des trois bassins respectifs.

Au sujet de l'évolution structurelle globale des communautés d'invertébrés, on note une tendance significative entre 1995 et 2008, essentiellement projetée sur le premier axe de l'analyse (c. 27% de l'inertie totale ; Figure 50). En dépit d'une période d'étude plus courte que celle ciblée par la comparaison longitudinale de la Loire, on observe une modification majeure des compositions taxonomiques entre 2002 et 2003, se traduisant par une augmentation substantielle des scores sur l'axe factoriel. Dans le cas présent, ce shift intervient donc une année plus tard que dans l'étude spécifique de la Loire. Néanmoins, la réduction de la période étudiée ainsi que les variations de composition taxonomique afférentes aux spécificités des trois sites semblent modifier le signal écologique résultant de la tendance détectée. En particulier, les années extrêmes (i.e. les plus anciennes et les plus récentes) sont caractérisées pour moitié par des Bivalves (Unionidae, Corbiculidae) et des Gastéropodes

(Neritidae, Ancyliidae, Acroloxidae), considérés plutôt comme généralistes et tolérants (Figure 50). On retrouve également, lors des dernières années, les taxons invasifs des genres *Corbicula* et *Chelicorophium* [à l'exception de Nogent pour ce dernier, mais il a déjà été recensé sur le site par le passé (e.g. Souben *et al.*, 2012)]. A l'inverse, les familles telles que les Brachycentridae ou les Philopotamidae, caractérisant les années les plus récentes sur la Loire, ne sont pas identifiées ici, et seuls les Sericostomatidae (Trichoptera) peuvent être assimilés à des organismes relativement sensibles aux conditions du milieu (absent à Nogent).

Malgré tout, l'analyse de coinertie appliquée aux compromis des K-tableaux « environnemental » (réduit aux variables majeures) et « taxonomique » met une nouvelle fois en évidence un lien fort, à hauteur de 51%, entre les modifications physico-chimiques long-terme et les réponses structurelles des communautés d'invertébrés.

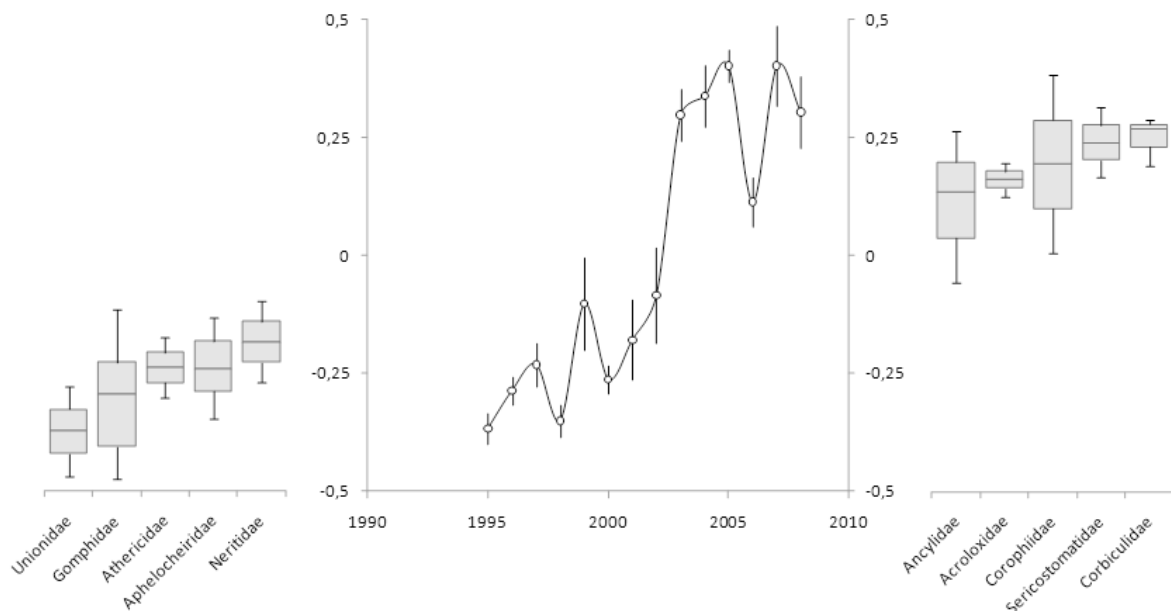


Figure 50 : Ordination des campagnes annuelles moyennes du compromis (courbe noire) sur le premier axe factoriel de l'AFM réalisée sur le K-tableaux « taxonomique » pour les sites des trois bassins (au milieu ; les barres d'erreur correspondent à l'écart type des trois trajectoires individuelles). Les boxplots représentent la variabilité inter-sites des distributions d'abondance des 10 taxons les plus caractéristiques des années extrêmes (à gauche : les années les plus anciennes ; à droite : les années les plus récentes).

C. Réponses fonctionnelles des invertébrés

Globalement, l'interstructure soulignée par l'ATP réalisée sur le K-tableaux « traits » corrobore la proximité des trois entités hydrographiques en termes d'évolution biologique long-terme, la Loire occupant toujours une position intermédiaire (Figure 51). De même, le compromis qui découle de cette forte structure commune présente des relations individuelles marquées et homogènes avec les différents sous-tableaux : les coefficients RV sont de 0,74 pour la Loire ; 0,71 pour la Seine ; et 0,77 pour la Meuse.

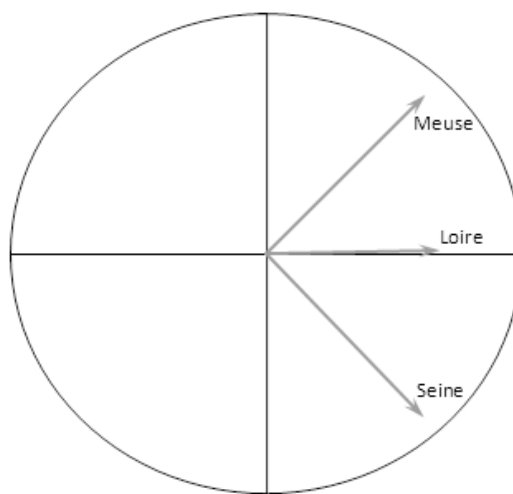


Figure 51 : Interstructure issue de l'ATP réalisée sur le K-tableaux « traits ». Les flèches représentent les écarts entre les sites des trois bassins respectifs.

Par ailleurs, la projection temporelle du compromis sur le premier axe de l'ATP (c. 50% de l'inertie totale) reflète également une évolution significative des compositions fonctionnelles des communautés sur la période 1995-2008 (Figure 52). De plus, comme lors de la comparaison longitudinale de la Loire, le shift observé entre 2002 et 2003 au sein de la structure taxonomique ne semble pas être directement retranscrit en termes de variations inter-annuelles des profils de traits biologiques. En effet, dans le cas présent aussi, les changements s'opèrent davantage sous la forme d'une accélération du « taux » de modification après 2001-2002.

De même, l'étude détaillée des distributions des modalités de traits apparaît cohérente avec les constations issues des analyses menées sur la Loire (Figure 52). Ainsi, les traits « Cycle vital », « Nombre de générations/an », « Dispersion » et « Respiration » présentent des contributions négligeables ou largement minoritaires (0-5%). Par opposition, les traits

« Taille maximale » et « Reproduction » restent des contributeurs importants, avec un effet cumulé de près de 40%. A nouveau, l'implication forte de ces deux traits dans l'établissement de la tendance fonctionnelle globale traduit des proportions plus élevées d'organismes de grande taille (> 40 mm) ou, à l'inverse, de très petite taille (< 5 mm) et/ou pratiquant une reproduction ovovivipare lors des dernières années. Une variante réside dans l'augmentation au cours du temps des organismes déposant des œufs isolés libres lors de la ponte. Par contre, dans l'analyse présentée ici, on constate que les traits « Type de nourriture » et « Mode d'alimentation » deviennent les déterminants majeurs de l'évolution détectée, avec une contribution totale de presque 60%. Bien que l'ordination précise des modalités soit quelque peu modifiée, le gradient mis en évidence dans l'étude de la Loire est conservé, avec un remplacement progressif des consommateurs II (utilisant des sources de nourriture d'origine animale ; i.e. essentiellement des Odonata et des Heteroptera) par les consommateurs I (utilisant des sources de nourriture d'origine végétale ; i.e. principalement des Gasteropoda et des Bivalvia).

Pour finir, avec une « corrélation » de 50%, l'analyse de coinertie entre les compromis « environnemental » et « traits » permet de souligner l'existence d'un lien fort entre l'évolution des paramètres physico-chimiques et la tendance fonctionnelle, équivalent à celui calculé concernant les modifications structurelles.

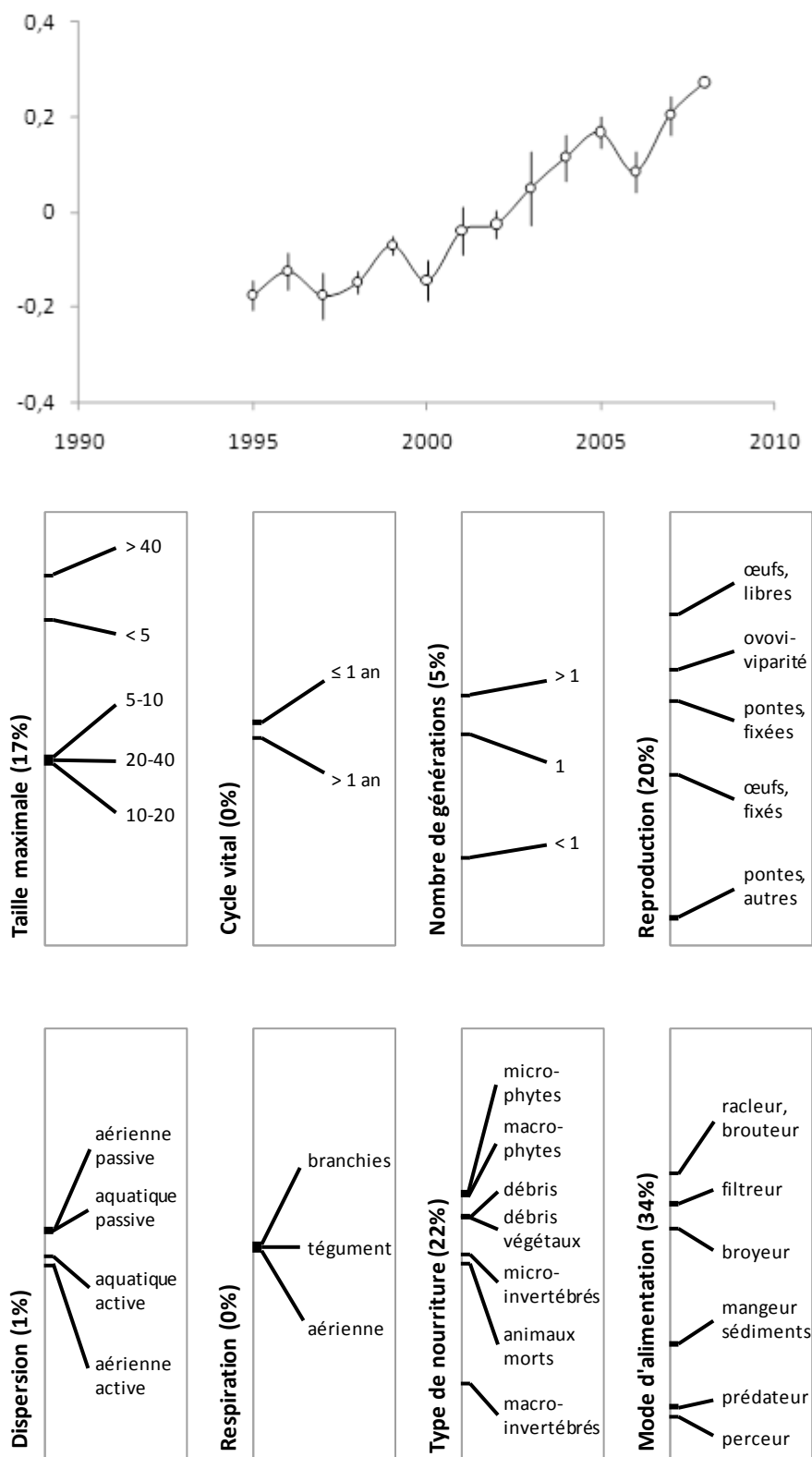


Figure 52 : Ordination des campagnes annuelles moyennes du compromis (courbe noire) sur le premier axe factoriel de l'ATP réalisée sur le K-tableaux « traits » pour les sites des trois bassins (en haut ; les barres d'erreur correspondent à l'écart type des trois trajectoires individuelles). La distribution moyenne (sur une échelle proportionnelle) des scores des modalités est représentée pour chaque trait biologique (en bas). Le pourcentage entre parenthèse renseigne sur la contribution totale du trait à l'ordination du tableau compromis.

IV. Variabilité spatiale des réponses des communautés d'invertébrés selon deux échelles comparatives

Quel que soit le niveau d'échelle spatiale considéré (i.e. longitudinal ou inter-bassins), nous avons pu mettre en évidence le caractère généralisé des manifestations des changements climatiques et des effets de l'amélioration des traitements d'épuration sur les cours d'eau étudiés. L'étroite similarité des évolutions multifactorielles, atteignant en moyenne plus de 90% le long de la Loire moyenne et autour de 80% lors de sa comparaison avec la Seine et la Meuse, permet ainsi de valider notre première hypothèse. En particulier, le long d'un même cours d'eau ou bien à travers différentes entités hydrographiques, les conséquences visibles des modifications du climat définissent un patron global homogène, faisant écho à de nombreuses observations en Europe (e.g. Webb & Nobilis, 2007). Toutefois, dans le cas présent, les variations hydroclimatiques semblent principalement affecter l'évolution du patron environnemental lors d'épisodes extrêmes. Or, au cours de l'étude approfondie des tendances physico-chimiques de la Loire à Dampierre (chapitre 2), l'évolution long-terme des variables thermiques et hydrologiques apparaissaient plus marquée. La Loire moyenne ayant un comportement régulier sur son linéaire et similaire à ceux de la Seine et de la Meuse, la principale explication à ce constat réside dans la durée variable des chroniques ciblées (i.e. 32 ans pour le site de Dampierre seul, 20 ans pour les quatre sites de la Loire, 14 ans pour les trois bassins). Bien que les résultats obtenus dans ce chapitre restent cohérents avec les observations et les prédictions de saisonnalité hydroclimatique croissante en réponse au changement du climat (Andersen *et al.*, 2006 ; Webb & Nobilis, 2007 ; Whitehead *et al.*, 2009), ils nous rappellent qu'il est primordial de considérer avec attention l'étendue temporelle des séries de données utilisées. Cette précaution est notamment essentielle si l'on cherche à détecter des perturbations de type *ramp disturbance* opérant sur de très longues périodes de temps (Lake, 2000). Par ailleurs, l'application d'une politique de gestion des eaux résiduaires à l'échelle du territoire national entraîne également la réduction notable des apports en phosphates sur les différents sites étudiés, conduisant, d'après nos précédentes investigations, à la diminution des populations phytoplanctoniques et à l'amélioration globale de la qualité chimique de l'eau. De plus, certains exemples extranationaux témoignent de la généralisation progressive de ce schéma à une échelle plus large, notamment sous l'impulsion des Directives européennes (e.g. Bowes *et al.*, 2011).

En ce qui concerne les réponses écologiques des communautés d'invertébré à ce patron environnemental généralisé, le signal global semble quelque peu affecté par la stochasticité et la complexité des phénomènes biologiques, ainsi que par les spécificités taxonomiques des différents sites. Cependant, il reste largement significatif et cohérent sur les deux échelles spatiales d'investigation (i.e. longitudinale et inter-bassins), tendant à confirmer la seconde partie de nos hypothèses. Ainsi, sur la Loire, le degré de similarité des évolutions de composition en taxons des quatre sites atteint près de 80% en moyenne. Seul le site de Belleville présente une proximité plus faible avec le compromis « taxonomique » (65%), révélant une évolution un peu singulière par rapport aux trois sites plus en aval. En réalité, il se trouve qu'une grande partie de cet écart à la tendance commune est consécutive à la forte dynamique imposée par la famille des Corophiidae, représentée ici par l'espèce *Chelicorophium curvispinum*. En effet, cet amphipode invasif originaire du bassin pontocaspien est recensé pour la première fois à Belleville en 2004, puis colonise le site jusqu'à atteindre des densités de l'ordre de 1500 individus par m² en 2008. Par conséquent, ces observations sont loin de remettre en cause le profil global d'évolution structurelle des communautés, puisque l'analogie est possible avec la dynamique de *Corbicula sp.*, espèce invasive également en forte augmentation, sur les quatre sites, depuis le début des années 2000. De plus, la dizaine d'individus recensés à Dampierre en 2008 pourrait être synonyme d'une colonisation de la Loire moyenne par *Chelicorophium* depuis l'amont, vraisemblablement par l'intermédiaire des connexions hydrographiques dues à la présence de plusieurs canaux dans le secteur (e.g. Lécureuil & Chovet, 2003 ; voir Figure 8). Après la colonisation progressive de la Loire par la corbicule, l'apparition notable de *Chelicorophium* pourrait donc signer le début d'une nouvelle vague d'invasions biologiques du système dans les prochaines années, incluant potentiellement d'autres espèces envahissantes comme, par exemple, l'anodonte chinoise *Sinanodonta woodiana* (Bivalvia, Unionidae), qui vient tout récemment d'être découverte dans le canal d'Orléans (Thomas & Chovet, 2012).

En outre, l'ensemble de ces constatations semble se vérifier par l'analyse de la variabilité spatiale des réponses fonctionnelles des communautés de la Loire. D'une part, la proximité individuelle des sites avec le compromis « traits » est, en moyenne, du même ordre de grandeur que celle observée pour les compositions taxonomiques (80%), ce qui confirme nettement le caractère général des évolutions long-terme des profils de traits. D'autre part, l'homogénéité observée entre les quatre sites corrobore l'idée que les changements des communautés à Belleville sont pleinement intégrés à la tendance écologique globale malgré certaines spécificités taxonomiques. Enfin, ce patron de réponses fonctionnelles est clairement

dirigé vers la colonisation du milieu par des taxons invasifs. En effet, près des trois quarts de la tendance générale des profils biologiques sont « drivés » par les deux seuls traits « Taille maximale » et « Reproduction », dont les gradients d'évolution temporelle mettent en évidence la part relative croissante des organismes de grande taille et/ou ovovivipares au cours des deux décennies étudiées. Or, ces caractéristiques biologiques constituent des adaptations fonctionnelles partagées par plusieurs espèces invasives répertoriées sur la Loire lors des dernières années, telles que *Corbicula sp.* (Bivalvia, Corbiculidae), *Chelicorophium curvispinum* (Amphipoda, Corophiidae) ou encore, de manière plus marginale, *Dreissena polymorpha* (Bivalvia, Dreissenidae). *A contrario*, le fait que certains taxons sténoèces et spécialistes, comme les Brachycentridae et les Philopotamidae, demeurent caractéristiques des dernières années permet de conserver certaines indications de l'effet confondant de l'amélioration de la qualité d'eau. De même, l'augmentation des proportions d'organismes racleurs ou brouteurs au cours du temps, au détriment des mangeurs de sédiments fins, tout comme l'utilisation croissante des macrophytes comme source de nourriture, pourraient suivre une logique similaire d'après ce que nous avons vu dans le chapitre précédent. Toutefois, cet effet confondant peut être moins évident à détecter que lors de l'étude approfondie des tendances écologiques à Dampierre sur la période 1978-2008. Par exemple, dans le cas présent, les filtreurs représentent le mode d'alimentation le plus structurant pour l'évolution temporelle du trait correspondant lors des dernières années, en majeure partie à cause des capacités de filtration considérables des invasifs comme les Corbiculidae (e.g. Hwang *et al.*, 2004). Par conséquent, seules les investigations menées dans les chapitres précédents nous permettent d'enrichir les interprétations écologiques envisageables, voire de déceler certaines tendances sous-jacentes pouvant passer inaperçues autrement. En ce sens, il s'agit d'observations rejoignant tout à fait le concept de « Présent Invisible » développé par Magnuson (1990). De la même manière, aucune information claire n'apparaît au sujet des taxons sensibles (Plecoptera et Ephemeroptera) disparus au début des années 80. L'unique effet résiduel lié à cette tendance est porté par les taxons dont nous avons souligné le déclin en réponse, principalement, au réchauffement de l'eau (e.g. Heptageniidae).

Concernant l'étude comparative multi-bassins, l'ordre de grandeur moyen des similarités entre les tableaux des trois sites et le compromis « taxonomique » se maintient, de manière homogène, aux alentours de 80%. En définitive, contrairement à ce que nous nous attendions à observer, la variabilité des compositions en taxons existant entre la Loire, la Seine et la Meuse n'altère donc que faiblement le signal temporel commun aux trois assemblages, ce dès lors que l'on prend soin d'utiliser une méthode d'analyse adaptée (e.g. AFM). A l'inverse, l'emploi d'une liste taxonomique commune aux trois sites, nécessaire à l'application d'une ATP, aurait certainement conduit à d'importantes disparités, lesquelles se seraient très probablement traduites par une structure compromis peu significative et une forte hétérogénéité inter-bassins. En revanche, quelle que soit l'approche choisie, seule la cohérence des évolutions fonctionnelles permet de s'assurer que les tendances taxonomiques ont la même signification écologique. Dans le cas présent, cette condition est bien vérifiée, avec en moyenne près de 75% de similitude entre les sous-tableaux de traits et le compromis. En termes de réponses structurelles des communautés, le profil global d'évolution est pourtant assez difficile à déterminer, les années les plus anciennes comme les plus récentes étant essentiellement caractérisées par des invertébrés avec des profils écologiques assez similaires, tels que des Gastéropodes et des Bivalves. Une nouvelle fois, il existe une forte probabilité pour que la réduction de la période étudiée à une petite quinzaine d'années – soit une réduction de plus de 50% par comparaison avec l'analyse spécifique de Dampierre (30 ans) – soit responsable de l'atténuation de certaines tendances. Par exemple, aucun des taxons polluo-sensibles apparus à Dampierre au cours des quinze dernières années – également détectés lors de la comparaison longitudinale de la Loire – ne caractérise, ici, la période correspondante. Néanmoins, sur cette chronique restreinte, il semble que l'épisode de canicule de 2003 ait fortement accentué le signal porté par les taxons euryèces et généralistes, y compris ceux considérés comme invasifs. Ce constat est renforcé par l'analyse détaillée des réponses fonctionnelles qui s'avèrent majoritairement dépendantes des abondances croissantes de Gastéropodes (e.g. modalités « > 40 », « racleurs, brouteurs », « microphytes ») et d'invasifs, Bivalves ou autres (e.g. modalités « > 40 », « ovoviviparité », « filtreur »). *A priori*, aucun signe objectif d'un quelconque effet confondant de l'amélioration de la qualité d'eau n'est donc identifiable ici. Toutefois, d'après une étude complémentaire menée en parallèle de ce travail de thèse, il existe bel et bien une amélioration de la qualité biologique de la Meuse visible à partir des assemblages de macroinvertébrés benthiques (Furgoni, 2012), et également constaté pour les communautés de poissons (Alonso *et al.*, accepté). Il se pourrait donc que la recherche d'une structure commune aux trois sites sur une période

exacerbant les effets hydroclimatiques ait conduit, dans le cas de la Meuse et de la Loire, à masquer certaines tendances opposées, liées à l'amélioration globale de la qualité de l'eau. Par contre, pour la Seine, malgré un patron environnemental similaire, on observe plutôt une diminution de la qualité biologique du milieu (à partir des invertébrés), bien qu'on ne soit pas encore capable d'identifier clairement les origines de cette perturbation (Furgoni, 2012).

Pour finir, avec des « corrélations » oscillant entre 50 et 60%, on constate un lien évident entre les changements physico-chimiques survenus entre 1989 et 2008 sur la Loire ou entre 1995 et 2008 sur les trois bassins et les évolutions biologiques constatés sur les sites correspondants aux mêmes périodes. En conséquence, il apparaît que l'ensemble des modifications structurelles et fonctionnelles long-terme des communautés d'invertébrés mises en évidence constituent, pour l'essentiel, des réponses adaptatives au patron environnemental global imposé aux différents hydrosystèmes. Dans ce contexte, il est donc cohérent d'observer des tendances biologiques qui coïncident davantage avec des événements hydroclimatiques extrêmes, exacerbés par le focus réalisé sur des périodes de temps plus courtes que dans les chapitres précédents. Par exemple, des observations similaires ont été faites sur des communautés de Mollusques (Mouthon & Daufresne, 2006), pour lesquelles la canicule de 2003 s'avère être l'élément le plus structurant sur la période 1996-2004.

V. Conclusion et perspectives

Ce chapitre, dont l'orientation se veut plutôt exploratoire, permet néanmoins de vérifier la cohérence des réponses écologiques des invertébrés benthiques à un patron environnemental global. En particulier, nos résultats tendent à confirmer que les modalités d'évolution de ce patron résultent à la fois de changements climatiques à l'échelle du globe et de la généralisation de certaines politiques de gestion environnementale. En outre, bien que les contributions relatives des différents facteurs de forçage ne soient pas évaluées dans cette étude, il semble que sur les périodes ciblées, les communautés de la Loire, de la Seine et de la Meuse répondent majoritairement à des épisodes hydroclimatiques extrêmes, notamment lors de la canicule de 2003. En effet, les profils d'évolution des compositions en taxons et en traits traduisent clairement le développement d'organismes généralistes et tolérants, donnant des indications évidentes d'invasions biologiques, en cours ou à venir, sur les différents hydrosystèmes. De plus, ce patron biologique est également cohérent avec des observations réalisées sur d'autres grands cours d'eau français, en particulier le Rhône (Daufresne *et al.*, 2007).

Par ailleurs, les résultats de ce chapitre mettent en évidence l'existence de certaines contraintes pour l'analyse des données écologiques constituées de tableaux multiples. Ainsi, dans le cas particulier des analyses temporelles, la durée des périodes sujettes aux investigations définit la structure finale des tableaux de données utilisés, ce qui se révèle être un critère primordial dans la détermination des phénomènes biotiques ou abiotiques détectés. D'une manière plus générale, les méthodes « K-tableaux » nécessitent l'emploi de séries de données les plus homogènes possibles, le nombre élevé de dimensions de variabilité augmentant proportionnellement le risque de biais (e.g. protocole d'échantillonnage, niveau d'identification, fréquence de prélèvements, etc.). En revanche, ce type d'approche généraliste s'avère être une alternative particulièrement intéressante (i) pour la détection de processus macro-écologiques sur des échelles spatio-temporelles globales, et (ii) pour l'enrichissement et/ou l'extrapolation de certaines interprétations écologiques. Par exemple, sur la Loire moyenne, il semble que ce soit une condition *sine qua non* pour appréhender certaines perturbations graduelles (*ramp disturbance*), comme le réchauffement progressif, ou certains facteurs confondants, comme l'amélioration de la qualité d'eau, dès lors que la longueur de la chronique étudiée ne peut pas dépasser deux décennies – ce qui n'est déjà pas très courant en écologie.

DISCUSSION

A l'échelle du bassin versant, le statut de « dernier fleuve sauvage d'Europe » prêté à la Loire est quelque peu usurpé eu égard aux différents aménagements et activités liés à une anthropisation croissante et inéluctable. Depuis quelques dizaines d'années, on constate également qu'il souffre d'atteintes plus globales telles que le changement climatique (e.g. Moatar & Gailhard, 2006). En particulier, nous avons montré que la Loire moyenne suit un patron hydroclimatique long-terme qui se vérifie de la même façon sur d'autres grands cours d'eau, que ce soit en Europe (e.g. Webb & Nobilis, 2007) ou plus largement, à l'échelle mondiale (e.g. Kaushal *et al.*, 2010). En outre, si les tendances thermiques et hydrauliques manifestées par ce patron global dépendent de la période de temps considérée, elles apparaissent de manière cohérente sur près de 300 km le long de la Loire moyenne. Ainsi, nous avons mis en évidence un réchauffement croissant du fleuve sur plus de trois décennies depuis la fin des années 70 (1977-2008). Cette augmentation progressive de la température moyenne annuelle, de l'ordre de 1,2°C, s'accompagne également d'une réduction significative du débit moyen d'environ 25%, les deux évolutions concomitantes étant particulièrement exacerbées lors de la période chaude (i.e. de mai à août ; +2°C et -40%, respectivement). Plus prononcés lors des quinze premières années, ces changements graduels [ou *ramp disturbances* (Lake, 2000)] d'origine hydroclimatique sont quelque peu atténués au cours des quinze années suivantes, à la faveur de modifications plus ponctuelles mais généralement de grande ampleur [ou *pulse disturbances* (Bender *et al.*, 1984)], au premier plan desquelles se trouve la canicule de 2003 (les crues majeures restant plus rares sur la Loire car en partie régulées par les barrages de la partie amont du bassin).

Alors que ces tendances étaient susceptibles de provoquer une hausse du niveau trophique de la Loire (Andersen *et al.*, 2006 ; Whitehead *et al.*, 2006 ; Jennings *et al.*, 2009 ; Johnson *et al.*, 2009), on constate que les effets attendus sont finalement confondus par une gestion plus efficace des traitements d'épuration. Cette amélioration se traduit en effet par une réduction des apports en phosphore, conduisant à son tour, par des réactions en chaîne, à la limitation des concentrations en phosphates, au déclin des populations phytoplanctoniques et à la diminution de variables chimiques associées (e.g. DBO₅, pH). De plus, cette tendance, qui pouvait être opposée au changement climatique comme une évolution locale à Dampierre, se révèle être généralisable à l'ensemble de la Loire moyenne (voir aussi Larroudé *et al.*, 2013), d'autres observations indiquant même les prémices d'un effet global au niveau de la France [e.g. Seine (Furgoni, 2012), Meuse (Alonso *et al.*, accepté), Rhône (Daufresne *et al.*, 2007)] et au-delà [e.g. Grande-Bretagne (Bowes *et al.*, 2011)]. Ces constatations découlent notamment de l'application de politiques de gestion se voulant cohérentes à grande échelle, comme la

Directive Eaux Résiduaires Urbaines de 1991 (91/271/EEC) ou, plus récemment (2000), la *Directive Cadre sur l'Eau* (2000/60/EC), et dont on commence à noter les effets significatifs depuis quelques années. Seules les concentrations en nitrates ne semblent pas amorcer de décroissance – ce qui est pourtant attendu et demandé par les instances européennes à l’horizon 2015 – dans cette région à forte empreinte agricole (Bouraoui & Grizzetti, 2011).

Partant de cet « état des lieux » environnemental consolidé, l’objectif principal de mon travail de thèse consistait à évaluer les réponses biologiques des communautés de macroinvertébrés benthiques aux changements long-terme des paramètres hydroclimatiques et de qualité d’eau. Des répercussions des deux tendances environnementales majeures concomitantes ont ainsi été mises en évidence sur la composition structurelle des assemblages de la Loire moyenne au cours de trois décennies (1979-2008). En premier lieu, nous avons constaté la disparition rapide (5-6 ans) de taxons polluo-sensibles, rhéophiles et à tendance psychrophile, tels que les Plecoptera (Chloroperlidae, Perlodidae) et certains Ephemeroptera (Oligoneuriidae). Alors qu’ils trouvaient jusque-là des conditions adaptées à l’établissement de populations pérennes, dérivant probablement depuis des zones plus en amont ou des affluents, ces invertébrés spécialistes ont été les premiers (sur cette période) affectés par le réchauffement des eaux et la réduction du débit marqués des dix ou quinze premières années. D’autres taxons, principalement des Ephemeroptera (e.g. Heptageniidae, Polymitarcyidae), apparaissent également défavorisés par ces modifications hydroclimatiques, avec des abondances reflétant une baisse régulière des effectifs au cours des trente ans. A l’inverse, un certain nombre de familles suffisamment tolérantes et euryèces ne semblent pas touchées par ces perturbations. C’est le cas, par exemple, des Baetidae et des Caenidae (Ephemeroptera), des Hydropsychidae (Trichoptera), des Chironomidae (Diptera) et des Gammaridae (Amphipoda), qui exhibent des abondances relativement stables voire en légère augmentation et participent ainsi à la constitution d’un noyau communautaire plutôt ubiquiste. Par ailleurs, on note que les organismes généralistes, polluo-tolérants, limnophiles et eurythermes, tels que des Diptera (Dolichopodidae, Stratiomyidae), des Turbellaria (Planariidae) ou des Achaeta (Hirudidae), font leur apparition dans le système au cours des années 1990-1995 et sont ensuite progressivement favorisés par les températures plus chaudes et les vitesses de courant plus faibles. Enfin, il existe des signes évidents de colonisation de la Loire par des espèces invasives lors de la dernière décade, en réponse aux évolutions hydroclimatiques long-terme. Parmi les différents taxons recensés, les plus représentatifs – en tout cas au niveau d’information permis par une identification le plus souvent à la famille – restent probablement

Corbicula sp. (Bivalvia, Corbiculidae), *Atyaephyra desmarestii* (Decapoda, Atyidae) et *Chelicorophium curvispinum* (Amphipoda, Corophiidae), les trois étant plutôt thermophiles et inféodés à des milieux lenticques, voire stagnants. Outre les conditions « d'accueil » thermiques et hydrologiques devenues favorables pour ces invertébrés exotiques, de telles invasions biologiques rappellent également l'importance des connexions hydrographiques entre les différents bassins comme vecteur de colonisation. En effet, c'est en grande partie *via* ces liaisons ouvertes entre les principaux cours d'eau français que *Corbicula sp.*, *A. desmarestii* et *C. curvispinum* ont colonisé l'intégralité des grands bassins hydrographiques du territoire national en seulement quelques décennies (e.g. Devin *et al.*, 2005b). Si l'on considère l'ensemble des éléments présentés jusqu'ici, les modifications de composition taxonomique des communautés d'invertébrés enregistrées sur la Loire moyenne constituent une évolution cohérente avec des observations semblables réalisées sur d'autres cours d'eau dans des contextes climatiques analogues, que ce soit en France (e.g. Daufresne *et al.*, 2004), en Suède (e.g. Burgmer *et al.*, 2007), au Royaume-Uni (e.g. Durance & Ormerod, 2007), en Allemagne (e.g. Haidekker & Hering, 2008), ou même en Australie (e.g. Chessman, 2009). De plus, elles corroborent des observations et des prévisions relatives aux communautés de poissons des rivières françaises (Daufresne & Boët, 2007 ; Buisson *et al.*, 2008), mais aussi à d'autres organismes aquatiques au sein d'écosystèmes variés, tels que les copépodes de l'océan Atlantique Nord (Beaugrand *et al.*, 2009) ou le phytoplancton de lacs tempérés (Elliott *et al.*, 2006). Par conséquent, ces différents résultats suggèrent l'existence d'un patron large échelle de réponses biologiques long-terme des écosystèmes aquatiques aux changements (hydro)climatiques globaux.

Toutefois, dans le cas des macroinvertébrés de la Loire moyenne, nous avons également souligné l'apparition et l'augmentation croissante lors des dernières années (i.e. à partir de 1990-1995) de nouveaux taxons spécialistes, sensibles au substrat et à la qualité générale de l'eau, tels que des familles de Trichoptera (e.g. Brachycentridae, Glossosomatidae, Philopotamidae, Sericostomatidae) ou d'Ephemeroptera (e.g. Ephemeridae et Leptophlebiidae). Cette tendance répondant de manière significative à la réduction générale du niveau trophique du fleuve, elle nous a permis de confirmer l'effet confondant de l'amélioration de la qualité d'eau par rapport aux perturbations hydroclimatiques. En outre, bien que d'autres exemples similaires aient déjà été rapportés (Daufresne *et al.*, 2007 ; Durance & Ormerod, 2009), il s'agit d'un résultat assez original dans la mesure où les contextes multi-stress dans lesquels interviennent les facteurs confondants complexifient la recherche de relations causales nettes, ce qui limite encore ce genre d'étude (Ormerod *et al.*,

2010). Pour finir, nous avons constaté qu'en dépit de profils écologiques similaires aux taxons disparus au milieu des années 80, ceux apparus 15 à 20 ans plus tard étaient taxonomiquement distincts, nous permettant d'affirmer l'absence de récupération structurelle des peuplements d'invertébrés de la Loire (*a minima* jusqu'en 2008). En revanche, la question d'une possible résilience fonctionnelle des communautés restait posée.

Afin de répondre à cette interrogation et d'analyser de manière plus précise les tendances long-terme de la composition fonctionnelle des assemblages de macroinvertébrés benthiques, nous nous sommes intéressés à l'évolution des profils de traits biologiques et écologiques des espèces. Cette approche nous a notamment permis de vérifier que les modifications structurelles observées sur la Loire sont principalement régies par les caractéristiques de distribution spatiale et les variations abiotiques de l'habitat (*largo sensu*) étudié. Ces forçages environnementaux s'appliquent sur les communautés selon un principe de filtre des traits biologiques et écologiques, autorisant ainsi un nombre limité de stratégies fonctionnelles adaptées aux conditions du milieu. En tout premier lieu, cette étude peut être considérée comme une validation *in situ* du concept de *River Habitat Templet* (Townsend & Hildrew, 1994) selon une dimension long-terme de variabilité temporelle des conditions d'habitat. Par ailleurs, l'application restrictive des filtres des traits conduit à une relative stabilité des profils biologiques et écologiques au cours des trois décennies étudiées, par comparaison à la structure taxonomique des communautés, ce qui se vérifie également sur de larges zones géographiques (e.g. Bonada *et al.*, 2007a). Si cette caractéristique est considérée comme un atout majeur de l'utilisation des traits en bio-indication, permettant notamment de définir des conditions de référence à l'échelle de l'Europe (Statzner *et al.*, 2001a ; Statzner *et al.*, 2004 ; Statzner *et al.*, 2005), elle peut devenir plus problématique dans la recherche de réponses tendancielle. Différentes perspectives de développement analytique ont donc été proposées pour remédier à cet inconvénient qui semble, au moins en partie, lié à des limites méthodologiques (e.g. Péro, 2010). Toutefois, nous avons vu que les variations des profils de traits, même faibles, peuvent être considérées comme résultant de « l'espacement variable des mailles des filtres », en l'occurrence défini par les tendances long-terme des facteurs abiotiques (les conditions de distribution spatiale restant inchangées). Partant de ce constat, nous nous sommes donc penchés dans le détail sur les tendances d'évolution long-terme des profils de traits. Ainsi, en utilisant un autre avantage de l'outil (e.g. Bonada *et al.*, 2006), à savoir la possibilité de réaliser des prédictions *a priori*, nous avons mis en évidence un certain nombre de réponses fonctionnelles adaptatives aux changements hydroclimatiques (e.g. plus

d'organismes de petite taille en réponse au réchauffement ; plus d'organismes de grande taille en réponse à la réduction de débit ; plus d'organismes ovovivipares en réponse aux modifications simultanées des deux facteurs). De plus, dans la mesure où ces changements abiotiques favorisent des taxons avec un haut potentiel adaptatif, caractéristique majeure des espèces invasives, les modifications biologiques sous-jacentes imposent une signature fonctionnelle forte à l'échelle communautaire et il est donc difficile de parler ici de résilience, même partielle. En revanche, d'autres évolutions confirment à nouveau l'effet confondant de l'amélioration de la qualité d'eau, en particulier les traits liés à l'alimentation des invertébrés qui traduisent un transfert des ressources trophiques depuis les organismes phytoplanctoniques vers des biofilms épibenthiques et des macrophytes. Il resterait cependant à vérifier *in situ* que ces tendances reflètent un changement effectif des producteurs I, ce qui pourrait être mis en œuvre, par exemple, dans le cadre d'un groupe de travail qui s'intéresse depuis 2002 à la problématique des plantes exotiques envahissantes sur le bassin Loire-Bretagne (e.g. Hudin *et al.*, 2010). Pour finir, malgré la validation d'une majorité des hypothèses fonctionnelles formulées *a priori*, on constate qu'il est parfois difficile d'apporter des explications *a posteriori* de certaines tendances observées, en grande partie à cause, une nouvelle fois, du contexte multi-stress dans lequel s'inscrivent généralement les grands cours d'eau.

A la lumière des principaux enseignements tirés des différents chapitres et synthétisés ci-dessus, on peut sans doute avancer que l'intérêt de ce travail de thèse tient moins dans le développement de nouvelles méthodes que dans l'originalité de la combinaison des approches et des outils employés. Cette volonté d'utiliser une large gamme de descripteurs écosystémiques à travers un panel varié de procédés analytiques nous aura ainsi permis de réaliser une étude approfondie des déterminants environnementaux des tendances long-terme biotiques et abiotiques observées sur la Loire moyenne, dans un contexte de changement climatique. De plus, l'application de cette stratégie diversifiée aux macroinvertébrés benthiques à l'échelle communautaire s'est révélée particulièrement avantageuse pour tenter de distinguer à la fois les différents facteurs de forçage et les réponses tendancielle au sein de patrons d'évolution souvent complexes. Outre le temps d'investigation lié à un doctorat, nous avons également montré combien la qualité des jeux de données (homogénéité, durée, fréquence, précision, etc.) s'avère être une condition *sine qua non* à l'étude de ces contextes de stress multiples, en particulier sur les grands cours d'eau, et d'autant plus sur une perspective long-terme. Or, ces problématiques multifactorielles constituent un enjeu majeur,

voué très probablement à se généraliser, notamment dans le cadre de la DCE où l'atteinte et le maintien du bon état écologique des cours d'eau passent nécessairement par l'appréhension des principaux facteurs de perturbation des écosystèmes afin, par la suite, d'identifier les leviers d'action potentiels pour y remédier. En ce sens, nous ne pouvons donc qu'encourager la communauté scientifique et les gestionnaires (à initier et) à pérenniser ce genre de suivis environnementaux, de manière aussi exhaustive que possible. D'autant plus que le retour d'expérience issu de sites « pilotes » permet d'apporter un éclairage bénéfique à l'étude d'autres sites ou hydrosystèmes potentiellement moins bien renseignés, ce que nous avons tenté d'illustrer dans le dernier chapitre.

Néanmoins, malgré la richesse des données que nous avons à notre disposition, nous avons constaté certaines limites à l'interprétation imposées par la complexité des contextes multi-stress. Par conséquent, à la suite de ces travaux de thèse, plusieurs pistes d'investigation seraient à développer en priorité. Parmi elles, il semblerait particulièrement intéressant de proposer une caractérisation détaillée des microhabitats potentiels des communautés d'invertébrés, notamment en termes de vitesse de courant et de substrat, ces deux composantes étant présentées comme des déterminants majeurs de la micro-distribution des peuplements de la Loire (Bacchi & Berton, 2001). Une perspective attrayante consisterait donc à appliquer une méthodologie de type « Estimhab » (Lamouroux & Capra, 2002 ; Lamouroux & Souchon, 2002 ; Souchon *et al.*, 2003) sur les stations échantillonnées à Dampierre, ce qui permettrait de reconstituer l'évolution temporelle des facteurs vitesse et substrat sur la période que nous avons étudiée ici. En parallèle, l'utilisation du trait écologique « Courant » (Tachet *et al.*, 2006) s'étant révélée assez peu discriminante, la description des *preferenda* hydrauliques des invertébrés par des indicateurs plus adaptés pourrait constituer une alternative complémentaire de l'approche évoquée précédemment (e.g. Lamouroux *et al.*, 2004 ; Dolédec *et al.*, 2007 ; Méricoux *et al.*, 2009 ; Lamouroux *et al.*, 2012). De même, nous avons vu qu'une description plus fine (par comparaison au trait « Température ») des *preferenda* thermiques des invertébrés pourrait fournir davantage d'informations sur les réponses des communautés aux variations de température (e.g. Graf *et al.*, 2008 ; Graf *et al.*, 2009 ; Buffagni *et al.*, 2009). De manière générale, l'ensemble de ces suggestions devraient contribuer à affiner la compréhension des processus écologiques engagés dans la réponse structurelle et fonctionnelle des communautés de macroinvertébrés de la Loire moyenne aux changements abiotiques long-terme. Une approche modélisatrice pourrait alors être envisagée dans le but de prédire les tendances biologiques futures selon différents scénarii d'évolutions environnementales, avec un focus particulier sur les perturbations hydroclimatiques. Par

ailleurs, il pourrait s'avérer judicieux de mener une étude conjointe intégrant les autres compartiments biologiques qui ont fait l'objet d'investigations analogues sur la Loire, à savoir le phytoplancton (Larroudé *et al.*, 2013) et les poissons (Villeneuve & Souchon, 2008). En termes de perspectives plus appliquées, il sera également intéressant de confronter nos résultats aux nouveaux indices de bio-évaluation [i.e. I2M2 (Mondy *et al.*, 2012) ; indice grands cours d'eau, en cours d'élaboration (Usseglio-Polatera *et al.*, 2009)], éventuellement lors de leurs phases de standardisation, afin de tester leur sensibilité. Pour finir, *via* la compilation des résultats issus du présent travail et de ses éventuelles perspectives, ainsi que de différentes études antérieures, le programme de recherche dans lequel s'inscrit cette thèse devrait permettre *in fine* de répondre à certains enjeux réglementaires concernant les rejets thermiques des sites industriels en grands cours d'eau (Delattre & Souchon, 2008).

BIBLIOGRAPHIE

— A —

- Allan J. D. (2004) Landscapes and riverscapes: The influence of land use on stream ecosystems. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, **35**, 257-284.
- Allan J. D., Palmer M., Poff N. L. (2005) Climate change and freshwater ecosystems. In: *Climate change and biodiversity*. Yale University Press, New Haven.
- Allen M. R., Ingram W. J. (2002) Constraints on future changes in climate and the hydrologic cycle. *Nature*, **419**, 224-232.
- Alonso J., Mougenez S., Delattre C. (accepté) Tendances d'évolution du peuplement de poissons de la Meuse à Chooz de 1991 à 2008. *Hydroécologie Appliquée*.
- Andersen H. E., Kronvang B., Larsen S. E., Hoffmann C. C., Jensen T. S., Rasmussen E. K. (2006) Climate-change impacts on hydrology and nutrients in a Danish lowland river basin. *Science of the Total Environment*, **365**, 223-237.
- Angilletta M. J., Niewiarowski P. H., Navas C. A. (2002) The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology*, **27**, 249-268.
- Archaimbault V. (2003) Réponses bio-écologiques des macroinvertébrés benthiques aux perturbations : la base d'un outil diagnostique fonctionnel des écosystèmes d'eaux courantes. Thèse de Doctorat, Université de Metz.
- Archaimbault V., Usseglio-Polatera P., Garric J., Wasson J. G., Babut M. (2010) Assessing pollution of toxic sediment in streams using bio-ecological traits of benthic macroinvertebrates. *Freshwater Biology*, **55**, 1430-1446.
- Archaimbault V., Usseglio-Polatera P., Vanden Bossche J. P. (2005) Functional differences among benthic macroinvertebrate communities in reference streams of same order in a given biogeographic area. *Hydrobiologia*, **551**, 171-182.
- Arnell N. W. (1999) The effect of climate change on hydrological regimes in Europe: a continental perspective. *Global Environmental Change-Human and Policy Dimensions*, **9**, 5-23.

— B —

- Bacchi M., Berton J. P. (2001) Contribution to the knowledge of the functioning of large rivers. Structure and dynamics of macrobenthic populations of the Loire river. Analysis of micro distribution factors. *Hydroécologie Appliquée*, **13**, 85-113.
- Bady P., Dolédec S., Dumont B., Fruget J. F. (2004) Multiple co-inertia analysis: a tool for assessing synchrony in the temporal variability of aquatic communities. *Comptes Rendus Biologies*, **327**, 29-36.
- Bady P., Dolédec S., Fesl C., Gayraud S., Bacchi M., Schöll F. (2005) Use of invertebrate traits for the biomonitoring of European large rivers: the effects of sampling effort on genus richness and functional diversity. *Freshwater Biology*, **50**, 159-173.
- Bakkenes M., Alkemade J. R. M., Ihle F., Leemans R., Latour J. B. (2002) Assessing effects of forecasted climate change on the diversity and distribution of European higher plants for 2050. *Global Change Biology*, **8**, 390-407.
- Barlocher F., Seena S., Wilson K. P., Williams D. D. (2008) Raised water temperature lowers diversity of hyporheic aquatic hyphomycetes. *Freshwater Biology*, **53**, 368-379.
- Beaugrand G., Luczak C., Edwards M. (2009) Rapid biogeographical plankton shifts in the North Atlantic Ocean. *Global Change Biology*, **15**, 1790-1803.

- Beaugrand G., Reid P. C., Ibanez F., Lindley J. A., Edwards M. (2002) Reorganization of North Atlantic marine copepod biodiversity and climate. *Science*, **296**, 1692-1694.
- Bêche L. A., McElravy E. P., Resh V. H. (2006) Long-term seasonal variation in the biological traits of benthic-macroinvertebrates in two Mediterranean-climate streams in California, USA. *Freshwater Biology*, **51**, 56-75.
- Bêche L. A., Resh V. H. (2007) Short-term climatic trends affect the temporal variability of macroinvertebrates in California 'Mediterranean' streams. *Freshwater Biology*, **52**, 2317-2339.
- Beebee T. J. C. (1995) Amphibian breeding and climate. *Nature*, **374**, 219-220.
- Bender E. A., Case T. J., Gilpin M. E. (1984) Perturbation experiments in community ecology - theory and practice. *Ecology*, **65**, 1-13.
- Benzecri J. P. (1973) *L'analyse des données: L'analyse des correspondances*, Dunod, Paris.
- Bethemont J., Wasson J. G. (1996) Man and the Loire. *Houille Blanche-Revue Internationale de l'Eau*, **51**, 32-40.
- Biggs B. J. F., Francoeur S. N., Huryn A. D., Young R., Arbuckle C. J., Townsend C. R. (2000) Trophic cascades in streams: effects of nutrient enrichment on autotrophic and consumer benthic communities under two different fish predation regimes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **57**, 1380-1394.
- Bonada N., Dolédec S., Statzner B. (2007a) Taxonomic and biological trait differences of stream macroinvertebrate communities between mediterranean and temperate regions: implications for future climatic scenarios. *Global Change Biology*, **13**, 1658-1671.
- Bonada N., Prat N., Resh V. H., Statzner B. (2006) Developments in aquatic insect biomonitoring: A comparative analysis of recent approaches. *Annual Review of Entomology*, **51**, 495-523.
- Bonada N., Rieradevall M., Prat N. (2007b) Macroinvertebrate community structure and biological traits related to flow permanence in a Mediterranean river network. *Hydrobiologia*, **589**, 91-106.
- Bontron G., Menez G., Duband D., Gautier J. N. (1999) Gradex method application to large watersheds: the case of the Loire river at Bec d'Allier (32,000 km²). *Houille Blanche-Revue Internationale de l'Eau*, **54**, 29-36.
- Both C., Artemyev A. V., Blaauw B., Cowie R. J., Dekhuijzen A. J., Eeva T., Enemar A., Gustafsson L. (2004) Large-scale geographical variation confirms that climate change causes birds to lay earlier. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **271**, 1657-1662.
- Both C., Van Asch M., Bijlsma R. G., Van Den Burg A. B., Visser M. E. (2009) Climate change and unequal phenological changes across four trophic levels: constraints or adaptations? *Journal of Animal Ecology*, **78**, 73-83.
- Bouchardy C. (1998) *Faune d'Auvergne et du Limousin*, Catiche Productions, Libris.
- Boulton A. J. (2003) Parallels and contrasts in the effects of drought on stream macroinvertebrate assemblages. *Freshwater Biology*, **48**, 1173-1185.
- Bouraoui F., Grizzetti B. (2008) An integrated modelling framework to estimate the fate of nutrients: Application to the Loire (France). *Ecological Modelling*, **212**, 450-459.
- Bouraoui F., Grizzetti B. (2011) Long term change of nutrient concentrations of rivers discharging in European seas. *Science of the Total Environment*, **409**, 4899-4916.
- Bowes M. J., Smith J. T., Neal C., Leach D. V., Scarlett P. M., Wickham H. D., Harman S. A., Armstrong L. K. (2011) Changes in water quality of the River Frome (UK) from 1965 to 2009: Is phosphorus mitigation finally working? *Science of the Total Environment*, **409**, 3418-3430.
- Bradley D. C., Ormerod S. J. (2001) Community persistence among stream invertebrates tracks the North Atlantic Oscillation. *Journal of Animal Ecology*, **70**, 987-996.

- Bradley D. C., Ormerod S. J. (2002) Long-term effects of catchment liming on invertebrates in upland streams. *Freshwater Biology*, **47**, 161-171.
- Bradley N. L., Leopold A. C., Ross J., Huffaker W. (1999) Phenological changes reflect climate change in Wisconsin. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **96**, 9701-9704.
- Bradshaw A. D. (1996) Underlying principles of restoration. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **53**, 3-9.
- Bradshaw W. E., Holzapfel C. M. (2006) Climate change - Evolutionary response to rapid climate change. *Science*, **312**, 1477-1478.
- Brancotte V., Vincent T. (2002) The invasion of French hydrographic system by the molluscs *Corbicula spp* details of settlement and main role of ship canals. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **365-66**, 325-337.
- Briers R. A., Gee J. H. R., Geoghegan R. (2004) Effects of the North Atlantic Oscillation on growth and phenology of stream insects. *Ecography*, **27**, 811-817.
- Brown L. E., Hannah D. M., Milner A. M. (2007) Vulnerability of alpine stream biodiversity to shrinking glaciers and snowpacks. *Global Change Biology*, **13**, 958-966.
- Buchwalter D. B., Jenkins J. J., Curtis L. R. (2003) Temperature influences on water permeability and chlorpyrifos uptake in aquatic insects with differing respiratory strategies. *Environmental Toxicology and Chemistry*, **22**, 2806-2812.
- Buckley L. B. (2008) Linking traits to energetics and population dynamics to predict lizard ranges in changing environments. *American Naturalist*, **171**, E1-E19.
- Buffagni A., Cazzola M., López-Rodríguez M. J., Alba-Tercedor J., Armanini D. G. (2009) *Distribution and ecological preferences of European freshwater organisms. Volume 3 - Ephemeroptera*, Pensoft Publisher, Sofia-Moscow.
- Buisson L., Thuiller W., Lek S., Lim P., Grenouillet G. (2008) Climate change hastens the turnover of stream fish assemblages. *Global Change Biology*, **14**, 2232-2248.
- Bunn S. E., Abal E. G., Smith M. J., Choy S. C., Fellows C. S., Harch B. D., Kennard M. J., Sheldon F. (2010) Integration of science and monitoring of river ecosystem health to guide investments in catchment protection and rehabilitation. *Freshwater Biology*, **55**, 223-240.
- Burgmer T., Hillebrand H., Pfenninger M. (2007) Effects of climate-driven temperature changes on the diversity of freshwater macroinvertebrates. *Oecologia*, **151**, 93-103.

— C —

- Caissie D. (2006) The thermal regime of rivers: a review. *Freshwater Biology*, **51**, 1389-1406.
- Camargo J. A., Alonso A., De La Puente M. (2004) Multimetric assessment of nutrient enrichment in impounded rivers based on benthic macroinvertebrates. *Environmental Monitoring and Assessment*, **96**, 233-249.
- Camargo J. A., Alonso A., Salamanca A. (2005) Nitrate toxicity to aquatic animals: a review with new data for freshwater invertebrates. *Chemosphere*, **58**, 1255-1267.
- Cannon W. B. (1929) *Bodily changes in pain, hunger, fear and rage: an account of recent researches into the function of emotional excitement*, D. Appleton and Company, New York.
- Carpenter S. R. (2002) Ecological futures: Building an ecology of the long now. *Ecology*, **83**, 2069-2083.

- Carpenter S. R., Fisher S. G., Grimm N. B., Kitchell J. F. (1992) Global change and freshwater ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **23**, 119-139.
- Carter J. L., Resh V. H. (2001) After site selection and before data analysis: sampling, sorting, and laboratory procedures used in stream benthic macroinvertebrate monitoring programs by USA state agencies. *Journal of the North American Benthological Society*, **20**, 658-682.
- Chadwick M. A., Feminella J. W. (2001) Influence of salinity and temperature on the growth and production of a freshwater mayfly in the Lower Mobile River, Alabama. *Limnology and Oceanography*, **46**, 532-542.
- Charvet S., Statzner B., Usseglio-Polatera P., Dumont B. (2000) Traits of benthic macroinvertebrates in semi-natural French streams: an initial application to biomonitoring in Europe. *Freshwater Biology*, **43**, 277-296.
- Chen I. C., Hill J. K., Ohlemueller R., Roy D. B., Thomas C. D. (2011) Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science*, **333**, 1024-1026.
- Chessel D., Lebreton J. D., Yoccoz N. (1987) Propriétés de l'analyse canonique des correspondances. Une utilisation en hydrobiologie. *Revue de Statistique Appliquée*, **35**, 55-72.
- Chessman B. C. (2009) Climatic changes and 13-year trends in stream macroinvertebrate assemblages in New South Wales, Australia. *Global Change Biology*, **15**, 2791-2802.
- Chevenet F., Dolédec S., Chessel D. (1994) A fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data. *Freshwater Biology*, **31**, 295-309.
- Chmielewski F. M., Muller A., Kuchler W. (2005) Possible impacts of climate change on natural vegetation in Saxony (Germany). *International Journal of Biometeorology*, **50**, 96-104.
- Chown S. L., Hoffmann A. A., Kristensen T. N., Angilletta M. J., Jr., Stenseth N. C., Pertoldi C. (2010) Adapting to climate change: a perspective from evolutionary physiology. *Climate Research*, **43**, 3-15.
- Cleveland W. S., Grosse E. (1991) Computational methods for local regression. *Statistics and Computing*, **1**, 47-62.
- Cochet G., Clavier J. L., Bouchardy C. (2002) Les vertébrés. In: *La Loire, vallées et vals du grand fleuve sauvage*. Delachaux et Niestlé, Paris.
- Cohen R. R. H., Dresler P. V., Phillips E. J. P., Cory R. L. (1984) The effect of the Asiatic clam, *Corbicula Fluminea*, on phytoplankton of the Potomac River, Maryland. *Limnology and Oceanography*, **29**, 170-180.
- Collier K. J., Wilcock R. J., Meredith A. S. (1998) Influence of substrate type and physico-chemical conditions on macroinvertebrate faunas and biotic indices of some lowland Waikato, New Zealand, streams. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **32**, 1-19.
- Cornier T. (2002) La végétation alluviale de la Loire entre le Charolais et l'Anjou : essai de modélisation de l'hydrosystème. Thèse de Doctorat, Université de Tours.

— D —

- Dahl J., Johnson R. K., Sandin L. (2004) Detection of organic pollution of streams in southern Sweden using benthic macroinvertebrates. *Hydrobiologia*, **516**, 161-172.
- Dang C. K., Harrison S., Sturt M. M., Giller P. S., Jansen M. A. K. (2009) Is the elemental composition of stream invertebrates a determinant of tolerance to organic pollution? *Journal of the North American Benthological Society*, **28**, 778-784.

- Daufresne M., Bady P., Fruget J. F. (2007) Impacts of global changes and extreme hydroclimatic events on macroinvertebrate community structures in the French Rhône River. *Oecologia*, **151**, 544-559.
- Daufresne M., Roger M. C., Capra H., Lamouroux N. (2004) Long-term changes within the invertebrate and fish communities of the Upper Rhône River: effects of climatic factors. *Global Change Biology*, **10**, 124-140.
- Davis J., Sim L., Chambers J. (2010) Multiple stressors and regime shifts in shallow aquatic ecosystems in antipodean landscapes. *Freshwater Biology*, **55**, 5-18.
- Décamps H. (2010) Événements climatiques extrêmes: Réduire les vulnérabilités des systèmes écologiques et sociaux. Rapport de l'Académie des sciences sur la science et la technologie n°29, EDP Sciences.
- Delattre C., Souchon Y. (2008) Stratégie de recherche et programme d'actions en Thermie et Hydrobiologie. Rapport EDF R&D, Chatou.
- DeMott W. R., Gulati R. D. (1999) Phosphorus limitation in *Daphnia*: Evidence from a long term study of three hypereutrophic Dutch lakes. *Limnology and Oceanography*, **44**, 1557-1564.
- Derocher A. E., Lunn N. J., Stirling I. (2004) Polar bears in a warming climate. *Integrative and Comparative Biology*, **44**, 163-176.
- Descy J. P., Leita M., Everbecq E., Smitz J. S., Delière J. F. O. (2012) Phytoplankton of the River Loire, France: a biodiversity and modelling study. *Journal of Plankton Research*, **34**, 120-135.
- Deutsch C. A., Tewksbury J. J., Huey R. B., Sheldon K. S., Ghalambor C. K., Haak D. C., Martin P. R. (2008) Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, 6668-6672.
- Devictor V., Julliard R., Couvet D., Jiguet F. (2008) Birds are tracking climate warming, but not fast enough. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **275**, 2743-2748.
- Devin S., Beisel J. N., Usseglio-Polatera P., Moreteau J. C. (2005a) Changes in functional biodiversity in an invaded freshwater ecosystem: the Moselle River. *Hydrobiologia*, **542**, 113-120.
- Devin S., Bollache L., Noël P. Y., Beisel J. N. (2005b) Patterns of biological invasions in French freshwater systems by non-indigenous macroinvertebrates. *Hydrobiologia*, **551**, 137-146.
- DeWalt R. E., Favret C., Webb D. W. (2005) Just how imperiled are aquatic insects? A case study of stoneflies (Plecoptera) in Illinois. *Annals of the Entomological Society of America*, **98**, 941-950.
- Dewson Z. S., James A. B. W., Death R. G. (2007) A review of the consequences of decreased flow for instream habitat and macroinvertebrates. *Journal of the North American Benthological Society*, **26**, 401-415.
- Dodds W. K., Smith V. H., Lohman K. (2002) Nitrogen and phosphorus relationships to benthic algal biomass in temperate streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **59**, 865-874.
- Dolédéc S. (1988) Multi-table analysis of ecological factors. II: Lengthwise stratification of the River Ardeche based on physicochemical descriptors. *Acta Oecologica-Oecologia Generalis*, **9**, 119-135.
- Dolédéc S., Lamouroux N., Fuchs U., Méricoux S. (2007) Modelling the hydraulic preferences of benthic macroinvertebrates in small European streams. *Freshwater Biology*, **52**, 145-164.
- Dolédéc S., Olivier J. M., Statzner B. (2000) Accurate description of the abundance of taxa and their biological traits in stream invertebrate communities: effects of taxonomic and spatial resolution. *Archiv für Hydrobiologie*, **148**, 25-43.
- Dolédéc S., Phillips N., Scarsbrook M., Riley R. H., Townsend C. R. (2006) Comparison of structural and functional approaches to determining landuse effects on grassland stream invertebrate communities. *Journal of the North American Benthological Society*, **25**, 44-60.

- Dolédec S., Statzner B. (2008) Invertebrate traits for the biomonitoring of large European rivers: an assessment of specific types of human impact. *Freshwater Biology*, **53**, 617-634.
- Dolédec S., Statzner B., Bournaud M. (1999) Species traits for future biomonitoring across ecoregions: patterns along a human-impacted river. *Freshwater Biology*, **42**, 737-758.
- Downes B. J. (2010) Back to the future: little-used tools and principles of scientific inference can help disentangle effects of multiple stressors on freshwater ecosystems. *Freshwater Biology*, **55**, 60-79.
- Ducrot V., Usseglio-Polatera P., Pery A. R. R., Mouthon J., Lafont M., Roger M. C., Garric J., Ferard J. F. (2005) Using aquatic macroinvertebrate species traits to build test batteries for sediment toxicity assessment: Accounting for the diversity of potential biological responses to toxicants. *Environmental Toxicology and Chemistry*, **24**, 2306-2315.
- Dudgeon D., Arthington A. H., Gessner M. O., Kawabata Z. I., Knowler D. J., Leveque C., Naiman R. J., Prieur-Richard A. H. (2006) Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews*, **81**, 163-182.
- Dunn P. O., Winkler D. W. (1999) Climate change has affected the breeding date of tree swallows throughout North America. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **266**, 2487-2490.
- Durance I., Ormerod S. J. (2007) Climate change effects on upland stream macroinvertebrates over a 25-year period. *Global Change Biology*, **13**, 942-957.
- Durance I., Ormerod S. J. (2009) Trends in water quality and discharge confound long-term warming effects on river macroinvertebrates. *Freshwater Biology*, **54**, 388-405.
- Durance I., Ormerod S. J. (2010) Evidence for the role of climate in the local extinction of a cool-water triclade. *Journal of the North American Benthological Society*, **29**, 1367-1378.

— E —

- Eckhardt K., Ulbrich U. (2003) Potential impacts of climate change on groundwater recharge and streamflow in a central European low mountain range. *Journal of Hydrology*, **284**, 244-252.
- EEA (2007) Climate change and water adaptation issues. Technical Report n°2/2007, Copenhagen.
- Elliott J. A., Jones I. D., Thackeray S. J. (2006) Testing the sensitivity of phytoplankton communities to changes in water temperature and nutrient load, in a temperate lake. *Hydrobiologia*, **559**, 401-411.
- Escofier B., Pagès J. (1994) Multiple factor analysis (AFMULT package). *Computational Statistics & Data Analysis*, **18**, 121-140.
- Extence C. A., Balbi D. M., Chadd R. P. (1999) River flow indexing using British benthic macroinvertebrates: A framework for setting hydroecological objectives. *Regulated Rivers-Research & Management*, **15**, 543-574.

— F —

- Fausch K. D., Baxter C. V., Murakami M. (2010) Multiple stressors in north temperate streams: lessons from linked forest-stream ecosystems in northern Japan. *Freshwater Biology*, **55**, 120-134.
- Feio M. J., Coimbra C. N., Graça M. A. S., Nichols S. J., Norris R. H. (2010) The influence of extreme climatic events and human disturbance on macroinvertebrate community patterns of a Mediterranean stream over 15 y. *Journal of the North American Benthological Society*, **29**, 1397-1409.
- Fisher R. A. (1950) The significance of deviations from expectations in a Poisson series. *Biometrics*, **6**, 17-24.
- Fitter A. H., Fitter R. S. R. (2002) Rapid changes in flowering time in British plants. *Science*, **296**, 1689-1691.
- Flenner I., Richter O., Suhling F. (2010) Rising temperature and development in dragonfly populations at different latitudes. *Freshwater Biology*, **55**, 397-410.
- Forister M. L., Shapiro A. M. (2003) Climatic trends and advancing spring flight of butterflies in lowland California. *Global Change Biology*, **9**, 1130-1135.
- Friberg N., Skriver J., Larsen S. E., Pedersen M. L., Buffagni A. (2010) Stream macroinvertebrate occurrence along gradients in organic pollution and eutrophication. *Freshwater Biology*, **55**, 1405-1419.
- Frochot B., Eybert M. C., Journaux L., Roché J., Faivre B. (2003) Les oiseaux de la Loire : évolution sur 12 années. *Alauda*, **71**, 179-190.
- Frost P. C., Cross W. F., Benstead J. P. (2005) Ecological stoichiometry in freshwater benthic ecosystems: an introduction. *Freshwater Biology*, **50**, 1781-1785.
- Fruget J. F., Centofanti M., Dessaix J., Olivier J. M., Druart J. C., Martinez P. J. (1999) Ten years of hydrobiological monitoring of the Rhône River near Saint-Alban nuclear power plant (France). *Hydroécologie Appliquée*, **11**, 29-69.
- Fruget J. F., Centofanti M., Dessaix J., Olivier J. M., Druart J. C., Martinez P. J. (2001) Temporal and spatial dynamics in large rivers: example of a long-term monitoring of the middle Rhône River. *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology*, **37**, 237-251.
- Furgoni P. (2012) Réponses des communautés de macroinvertébrés benthiques au changement global en grands cours d'eau : analyse multi-bassins des tendances d'évolution taxonomiques et fonctionnelles. Rapport de stage de fin d'études, EDF R&D, LNHE, Chatou.
- Furse M. T., Hering D., Brabec K., Buffagni A., Sandin L., Verdonschot P. F. M. (2006) The ecological status of European rivers: evaluation and intercalibration of assessment methods. *Hydrobiologia*, **566**, 1-2.

— G —

- Gayraud S., Statzner B., Bady P., Haybachp A., Schöll F., Usseglio-Polatera P., Bacchi M. (2003) Invertebrate traits for the biomonitoring of large European rivers: an initial assessment of alternative metrics. *Freshwater Biology*, **48**, 2045-2064.
- Gibbs J. P., Breisch A. R. (2001) Climate warming and calling phenology of frogs near Ithaca, New York, 1900-1999. *Conservation Biology*, **15**, 1175-1178.

- Ginot V., Souchon Y., Roger M. C. (1996) Impact of thermal loading induced by the Bugey nuclear power plant (Upper Rhône River, France) on fish catches and on fish population structure. *Hydroécologie Appliquée*, **8**, 1-33.
- Gosse P., Gailhard J., Hendrickx F. (2008) Analysis of the mid-Loire temperature in summer. *Hydroécologie Appliquée*, **16**, 233-274.
- Graf W., Lorenz A. W., Tierno De Figueroa J. M., Lücke S., López-Rodríguez M. J., Davies C. (2009) *Distribution and ecological preferences of European freshwater organisms. Volume 2 - Plecoptera*, Pensoft Publisher, Sofia-Moskow.
- Graf W., Murphy J., Dahl J., Zamora-Muñoz C., López-Rodríguez M. J. (2008) *Distribution and ecological preferences of European freshwater organisms. Volume 1 - Trichoptera*, Pensoft Publisher, Sofia-Moskow.
- Grantham T. E., Merenlender A. M., Resh V. H. (2010) Climatic influences and anthropogenic stressors: an integrated framework for streamflow management in Mediterranean-climate California, USA. *Freshwater Biology*, **55**, 188-204.
- Greenacre M. J. (1984) *Theory and applications of correspondence analysis*, Academic Press, London.
- Grosbois C., Negrel P., Grimaud D., Fouillac C. (2001) An overview of dissolved and suspended matter fluxes in the Loire River basin: Natural and anthropogenic inputs. *Aquatic Geochemistry*, **7**, 81-105.
- Gutierrez A., Binet S. (2010) La Loire souterraine : circulations karstiques dans le Val d'Orléans. *Géosciences*, **12**, 42-53.

— H —

- Haidekker A., Hering D. (2008) Relationship between benthic insects (Ephemeroptera, Plecoptera, Coleoptera, Trichoptera) and temperature in small and medium-sized streams in Germany: A multivariate study. *Aquatic Ecology*, **42**, 463-481.
- Hamed K. H., Rao A. R. (1998) A modified Mann-Kendall trend test for autocorrelated data. *Journal of Hydrology*, **204**, 182-196.
- Hammond D., Pryce A. (2007) Climate change impacts and water temperature. UK Environment Agency, Bristol.
- Hari R. E., Livingstone D. M., Siber R., Burkhardt-Holm P., Güttinger H. (2006) Consequences of climatic change for water temperature and brown trout populations in Alpine rivers and streams. *Global Change Biology*, **12**, 10-26.
- Harley C. D. G., Hughes A. R., Hultgren K. M., Miner B. G., Sorte C. J. B., Thornber C. S., Rodriguez L. F., Tomanek L. (2006) The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters*, **9**, 228-241.
- Harris G. P., Heathwaite A. L. (2012) Why is achieving good ecological outcomes in rivers so difficult? *Freshwater Biology*, **57**, 91-107.
- Hart D. D., Calhoun A. J. K. (2010) Rethinking the role of ecological research in the sustainable management of freshwater ecosystems. *Freshwater Biology*, **55**, 258-269.
- Hassall C., Thompson D. J., French G. C., Harvey I. F. (2007) Historical changes in the phenology of British Odonata are related to climate. *Global Change Biology*, **13**, 933-941.
- Hausner V. H., Yoccoz N. G., Ims R. A. (2003) Selecting indicator traits for monitoring land use impacts: Birds in northern coastal birch forests. *Ecological Applications*, **13**, 999-1012.

- Hawkes H. A. (1997) Origin and development of the Biological Monitoring Working Party score system. *Water Research*, **32**, 964-968.
- Hawkins C. P., Hogue J. N., Decker L. M., Feminella J. W. (1997) Channel morphology, water temperature, and assemblage structure of stream insects. *Journal of the North American Benthological Society*, **16**, 728-749.
- Hazel J. R. (1995) Thermal adaptation in biological-membranes - Is homeoviscous adaptation the explanation. *Annual Review of Physiology*, **57**, 19-42.
- Heathwaite A. L. (2010) Multiple stressors on water availability at global to catchment scales: understanding human impact on nutrient cycles to protect water quality and water availability in the long term. *Freshwater Biology*, **55**, 241-257.
- Hecky R. E., Kilham P. (1988) Nutrient limitation of phytoplankton in freshwater and marine environments - a review of recent-evidence on the effects of enrichment. *Limnology and Oceanography*, **33**, 796-822.
- Heino J., Virkkala R., Toivonen H. (2009) Climate change and freshwater biodiversity: detected patterns, future trends and adaptations in northern regions. *Biological Reviews*, **84**, 39-54.
- Hering D., Schmidt-Kloiber A., Murphy J., Lücke S., Zamora-Muñoz C., López-Rodríguez M. J., Huber T., Graf W. (2009) Potential impact of climate change on aquatic insects: A sensitivity analysis for European caddisflies (Trichoptera) based on distribution patterns and ecological preferences. *Aquatic Sciences*, **71**, 3-14.
- Hickling R., Roy D. B., Hill J. K., Fox R., Thomas C. D. (2006) The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards. *Global Change Biology*, **12**, 450-455.
- Hickling R., Roy D. B., Hill J. K., Thomas C. D. (2005) A northward shift of range margins in British Odonata. *Global Change Biology*, **11**, 502-506.
- Hill J. K., Thomas C. D., Fox R., Telfer M. G., Willis S. G., Asher J., Huntley B. (2002) Responses of butterflies to twentieth century climate warming: implications for future ranges. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **269**, 2163-2171.
- Hilton J., O'Hare M., Bowes M. J., Jones J. I. (2006) How green is my river? A new paradigm of eutrophication in rivers. *Science of the Total Environment*, **365**, 66-83.
- Hirst H., Chaud F., Delabie C., Juttner I., Ormerod S. J. (2004) Assessing the short-term response of stream diatoms to acidity using inter-basin transplantations and chemical diffusing substrates. *Freshwater Biology*, **49**, 1072-1088.
- Hofmann G. E., Todgham A. E. (2010) Living in the now: Physiological mechanisms to tolerate a rapidly changing environment. *Annual Review of Physiology*, **72**, 127-145.
- Horrigan N., Baird D. J. (2008) Trait patterns of aquatic insects across gradients of flow-related factors: a multivariate analysis of Canadian national data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **65**, 670-680.
- Hotelling H. (1933) Analysis of a complex of statistical variables into principal components. *Journal of Educational Psychology*, **24**, 417-441.
- Hudin S., Vahrameev P., Chabrol L., Haury J. (2010) Guide d'identification des plantes exotiques envahissant les milieux aquatiques et les berges du bassin Loire-Bretagne. Fédération des Conservatoires d'espaces naturels.
- Huey R. B., Deutsch C. A., Tewksbury J. J., Vitt L. J., Hertz P. E., Perez H. J. A., Garland T., Jr. (2009) Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **276**, 1939-1948.
- Hughes L. (2000) Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology & Evolution*, **15**, 56-61.
- Hutchinson G. E. (1957) Population studies - Animal ecology and demography - Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, **22**, 415-427.

- Hwang S. J., Kim H. S., Shin J. K., Oh J. M., Kong D. S. (2004) Grazing effects of a freshwater bivalve (*Corbicula leana* Prime) and large zooplankton on phytoplankton communities in two Korean lakes. *Hydrobiologia*, **515**, 161-179.

— I —

- Ilg C., Castella E. (2006) Patterns of macroinvertebrate traits along three glacial stream continuums. *Freshwater Biology*, **51**, 840-853.
- IPCC (2007) *Climate Change 2007: The Physical Science Basis*, Cambridge University Press, Cambridge.

— J —

- Jackson J. K., Fureder L. (2006) Long-term studies of freshwater macroinvertebrates: a review of the frequency, duration and ecological significance. *Freshwater Biology*, **51**, 591-603.
- Jacobsen D., Schultz R., Encalada A. (1997) Structure and diversity of stream invertebrate assemblages: the influence of temperature with altitude and latitude. *Freshwater Biology*, **38**, 247-261.
- Janzen H. H. (2009) Long-term ecological sites: musings on the future, as seen (dimly) from the past. *Global Change Biology*, **15**, 2770-2778.
- Jarvie H. P., Neal C., Withers P. J. A. (2006) Sewage-effluent phosphorus: A greater risk to river eutrophication than agricultural phosphorus? *Science of the Total Environment*, **360**, 246-253.
- Jennings E., Allot N., Pierson D. C., Schneiderman E. M., Lenihan D., Samuelsson P., Taylor D. (2009) Impacts of climate change on phosphorus loading from a grassland catchment: Implications for future management. *Water Research*, **43**, 4316-4326.
- Jiguet F., Gadot A. S., Julliard R., Newson S. E., Couvet D. (2007) Climate envelope, life history traits and the resilience of birds facing global change. *Global Change Biology*, **13**, 1672-1684.
- Johnson A. C., Acreman M. C., Dunbar M. J., Feist S. W., Giacomello A. M., Gozlan R. E., Hinsley S. A., Ibbotson A. T. (2009) The British river of the future: How climate change and human activity might affect two contrasting river ecosystems in England. *Science of the Total Environment*, **407**, 4787-4798.
- Johnson R. K., Goedkoop W., Sandin L. (2004) Spatial scale and ecological relationships between the macroinvertebrate communities of stony habitats of streams and lakes. *Freshwater Biology*, **49**, 1179-1194.

— K —

- Kaiser H. F. (1958) The Varimax criterion for analytic rotation in factor analysis. *Psychometrika*, **23**, 187-200.
- Kaushal S. S., Likens G. E., Jaworski N. A., Pace M. L., Sides A. M., Seekell D., Belt K. T., Secor D. H. (2010) Rising stream and river temperatures in the United States. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **8**, 461-466.

- Khalanski M., Carrel G., Desaint B., Fruget J. F., Olivier J. M., Poirel A., Souchon Y. (2008) Global thermal study of the Rhône – Hydrobiological impact of cumulative warming. *Hydroécologie Appliquée*, **16**, 53-108.
- Khalanski M., Gras R. (1996) Thermal dumping into rivers and hydrobiology. A look at French experience. *Houille Blanche-Revue Internationale de l'Eau*, **51**, 13-18.
- Kishi D., Murakami M., Nakano S., Maekawa K. (2005) Water temperature determines strength of top-down control in a stream food web. *Freshwater Biology*, **50**, 1315-1322.
- Kroonenberg P. M. (1989) The analysis of multiple tables in factorial ecology. III: 3-mode principal component analysis – 'Analyse Triadique Complète'. *Acta Oecologica-Oecologia Generalis*, **10**, 245-256.

– L –

- Lair N. (1980) The rotifer fauna of the River Loire (France), at the level of the nuclear power plants. *Hydrobiologia*, **73**, 153-160.
- Lair N. (2001) Cross overlook on the Middle Loire river status: potamoplankton and water quality, which lessons to draw from twenty years studies? *Hydroécologie Appliquée*, **13**, 3-41.
- Lair N. (2005) Abiotic vs. biotic factors: lessons drawn from rotifers in the Middle Loire, a meandering river monitored from 1995 to 2002, during low flow periods. *Hydrobiologia*, **546**, 457-472.
- Lair N., Reyes-Marchant P. (1997) The potamoplankton of the Middle Loire and the role of the 'moving littoral' in downstream transfer of algae and rotifers. *Hydrobiologia*, **356**, 33-52.
- Lair N., Reyes-Marchant P., Jacquet V. (1998) Phytoplankton, ciliate and rotifer development at two stations in the Middle Loire River (France), during a period of low water flow. *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology*, **34**, 35-48.
- Lair N., Sargos D., Reyes-Marchant P. (1996) Hydrobiological studies at the level of the Dampierre-en-Burly nuclear power plant in the course of the Middle Loire (France). *Hydroécologie Appliquée*, **8**, 35-84.
- Lake P. S. (2000) Disturbance, patchiness, and diversity in streams. *Journal of North American Benthological Society*, **19**, 573-592.
- Lamouroux N., Capra H. (2002) Simple predictions of instream habitat model outputs for target fish populations. *Freshwater Biology*, **47**, 1543-1556.
- Lamouroux N., Dolédec S., Gayraud S. (2004) Biological traits of stream macroinvertebrate communities: effects of microhabitat, reach, and basin filters. *Journal of the North American Benthological Society*, **23**, 449-466.
- Lamouroux N., Mérigoux S., Dolédec S., Snelder T. H. (2012) Transferability of hydraulic preference models for aquatic macroinvertebrates. *River Research and Applications*, doi: 10.1002/rra.2578.
- Lamouroux N., Souchon Y. (2002) Simple predictions of instream habitat model outputs for fish habitat guilds in large streams. *Freshwater Biology*, **47**, 1531-1542.
- Langan S. J., Johnston L., Donaghy M. J., Youngson A. F., Hay D. W., Soulsby C. (2001) Variation in river water temperatures in an upland stream over a 30-year period. *Science of the Total Environment*, **265**, 195-207.
- Larroudé S., Massei N., Reyes-Marchant P., Delattre C., Humbert J. F. (2013) Dramatic changes in a phytoplankton community in response to local and global pressures: a 24-year survey of the river Loire (France). *Global Change Biology*, doi: 10.1111/gcb.12139.

- Le Roux P. C., McGeoch M. A. (2008) Rapid range expansion and community reorganization in response to warming. *Global Change Biology*, **14**, 2950-2962.
- Lecerf A., Risnoveanu G., Popescu C., Gessner M. O., Chauvet E. (2007) Decomposition of diverse litter mixtures in streams. *Ecology*, **88**, 219-227.
- Lecerf A., Usseglio-Polatera P., Charcosset J. Y., Lambrigot D., Bracht B., Chauvet E. (2006) Assessment of functional integrity of eutrophic streams using litter breakdown and benthic macroinvertebrates. *Archiv für Hydrobiologie*, **165**, 105-126.
- Lécureuil J. Y., Chovet M. (2003) Connexion entre les bassins hydrographiques européens et dissémination des espèces aquatiques : le cas de la Loire moyenne. *Symbioses*, **9**, 25-31.
- Ledger M. E., Hildrew A. G. (2005) The ecology of acidification and recovery: changes in herbivore-algal food web linkages across a stream pH gradient. *Environmental Pollution*, **137**, 103-118.
- Lenoir J., Gegout J. C., Marquet P. A., De Ruffray P., Brisse H. (2008) A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science*, **320**, 1768-1771.
- Levitan M. (2003) Climatic factors and increased frequencies of 'southern' chromosome forms in natural populations of *Drosophila robusta*. *Evolutionary Ecology Research*, **5**, 597-604.
- Limbrick K. J. (2003) Baseline nitrate concentration in groundwater of the Chalk in south Dorset, UK. *Science of the Total Environment*, **314**, 89-98.
- Loh J., Wackernagel M. (2004) Living Planet Report. WWF.

— M —

- Mac Nally R. (2002) Multiple regression and inference in ecology and conservation biology: further comments on identifying important predictor variables. *Biodiversity and Conservation*, **11**, 1397-1401.
- MacArthur R. H., Wilson E. O. (1967) *The Theory of Island Biogeography*, Princeton University Press, Princeton.
- Magnuson J. J. (1990) Long-term ecological research and the invisible present. *BioScience*, **40**, 495-501.
- Mainstone C. P., Parr W. (2002) Phosphorus in rivers - ecology and management. *Science of the Total Environment*, **282-283**, 25-47.
- Mason N. W. H., Irz P., Lanoiselee C., Mouillot D., Argillier C. (2008) Evidence that niche specialization explains species-energy relationships in lake fish communities. *Journal of Animal Ecology*, **77**, 285-296.
- Massei N., Laignel B., Rosero E., Motelay-Massei A., Deloffre J., Yang Z. L., Rossi A. (2011) A wavelet approach to the short-term to pluri-decennial variability of streamflow in the Mississippi River basin from 1934 to 1998. *International Journal of Climatology*, **31**, 31-43.
- McCarty J. P. (2001) Ecological consequences of recent climate change. *Conservation Biology*, **15**, 320-331.
- Mellado Díaz A., Suárez Alonso M. L., Vidal-Abarca Gutiérrez M. R. (2008) Biological traits of stream macroinvertebrates from a semi-arid catchment: patterns along complex environmental gradients. *Freshwater Biology*, **53**, 1-21.
- Menzel A., Sparks T. H., Estrella N., Koch E., Aasa A., Ahas R., Alm-Kuebler K., Bissolli P. (2006) European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology*, **12**, 1969-1976.

- Mérigoux S., Lamouroux N., Olivier J. M., Dolédec S. (2009) Invertebrate hydraulic preferences and predicted impacts of changes in discharge in a large river. *Freshwater Biology*, **54**, 1343-1356.
- Meybeck M. (2003) Global analysis of river systems: from Earth system controls to Anthropocene syndromes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, **358**, 1935-1955.
- Meybeck M., Cauwet G., Dessery S., Somville M., Goulet D., Billen G. (1988) Nutrients (organic C, P, N, Si) in the eutrophic River Loire (France) and its estuary. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, **27**, 595-624.
- Meyer J. L., Sale M. J., Mulholland P. J., Poff N. L. (1999) Impacts of climate change on aquatic ecosystem functioning and health. *Journal of the American Water Resources Association*, **35**, 1373-1386.
- Middelkoop H., Daamen K., Gellens D., Grabs W., Kwadijk J. C. J., Lang H., Parmet B., Schadler B. (2001) Impact of climate change on hydrological regimes and water resources management in the Rhine basin. *Climatic Change*, **49**, 105-128.
- Millennium Ecosystem Assessment (2005) *Ecosystems and Human Well-being: Current State and Trends*, World Resources Institute, Washington.
- Moatar F., Gailhard J. (2006) Water temperature behaviour in the River Loire since 1976 and 1881. *Comptes Rendus Geoscience*, **338**, 319-328.
- Moatar F., Meybeck M. (2005) Compared performances of different algorithms for estimating annual nutrient loads discharged by the eutrophic River Loire. *Hydrological Processes*, **19**, 429-444.
- Mohseni O., Stefan H. G., Erickson T. R. (1998) A nonlinear regression model for weekly stream temperatures. *Water Resources Research*, **34**, 2685-2692.
- Mondy C. P., Villeneuve B., Archaimbault V., Usseglio-Polatera P. (2012) A new macroinvertebrate-based multimetric index (I2M2) to evaluate ecological quality of French wadeable streams fulfilling the WFD demands: A taxonomical and trait approach. *Ecological Indicators*, **18**, 452-467.
- Monk W. A., Wood P. J., Hannah D. M., Wilson D. A. (2008) Macroinvertebrate community response to inter-annual and regional river flow regime dynamics. *River Research and Applications*, **24**, 988-1001.
- Moritz C., Patton J. L., Conroy C. J., Parra J. L., White G. C., Beissinger S. R. (2008) Impact of a century of climate change on small-mammal communities in Yosemite National Park, USA. *Science*, **322**, 261-264.
- Mouthon J. (2000) Distribution of *Corbicula* Megerle von Mühlfeld (Bivalvia : Corbiculidae) in France at the beginning of the 21st century. *Hydroécologie Appliquée*, **12**, 135-146.
- Mouthon J., Daufresne M. (2006) Effects of the 2003 heatwave and climatic warming on mollusc communities of the Saône: a large lowland river and of its two main tributaries (France). *Global Change Biology*, **12**, 441-449.

— N —

- Neal C., House W. A., Jarvie H. P., Eatherall A. (1998) The significance of dissolved carbon dioxide in major lowland rivers entering the North Sea. *Science of the Total Environment*, **210**, 187-203.
- Nijssen B., O'Donnell G. M., Hamlet A. F., Lettenmaier D. P. (2001) Hydrologic sensitivity of global rivers to climate change. *Climatic Change*, **50**, 143-175.

— O —

- Oberdorff T., Guegan J. F., Hugueny B. (1995) Global scale patterns of fish species richness in rivers. *Ecography*, **18**, 345-352.
- Ormerod S. J. (2004) A golden age of river restoration science? *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems*, **14**, 543-549.
- Ormerod S. J., Dobson M., Hildrew A. G., Townsend C. R. (2010) Multiple stressors in freshwater ecosystems. *Freshwater Biology*, **55**, 1-4.
- Oudin L. C., Reyes-Marchant P., Vigneron T., Roché J. E., Lair N., Mignot J. F., Berton J. P., Descy J. P. (2009) The Loire Basin. In: *Rivers of Europe*. British Library, London.

— P —

- Palmer M. A., Menninger H. L., Bernhardt E. (2010) River restoration, habitat heterogeneity and biodiversity: a failure of theory or practice? *Freshwater Biology*, **55**, 205-222.
- Parmesan C. (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, **37**, 637-669.
- Parmesan C. (2007) Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. *Global Change Biology*, **13**, 1860-1872.
- Parmesan C., Ryrholm N., Stefanescu C., Hill J. K., Thomas C. D., Descimon H., Huntley B., Kaila L. (1999) Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature*, **399**, 579-583.
- Parmesan C., Yohe G. (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, **421**, 37-42.
- Parolo G., Rossi G. (2008) Upward migration of vascular plants following a climate warming trend in the Alps. *Basic and Applied Ecology*, **9**, 100-107.
- Pekarova P., Halmova D., Miklanek P., Onderka M., Pekar J., Skoda P. (2008) Is the water temperature of the Danube River at Bratislava, Slovakia, rising? *Journal of Hydrometeorology*, **9**, 1115-1122.
- Perry A. L., Low P. J., Ellis J. R., Reynolds J. D. (2005) Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science*, **308**, 1912-1915.
- Péru N. (2010) Apport des traits biologiques dans la caractérisation de la diversité fonctionnelle des écosystèmes lotiques en situation de référence. Thèse de Doctorat, Université de Lyon.
- Peterson A. T., Ortega-Huerta M. A., Bartley J., Sánchez-Cordero V., Soberón J., Buddemeier R. H., Stockwell D. R. B. (2002) Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature*, **416**, 626-629.
- Picard V., Lair N. (2005) Spatio-temporal investigations on the planktonic organisms of the Middle Loire (France), during the low water period: biodiversity and community dynamics. *Hydrobiologia*, **551**, 69-86.
- Pierrehumbert R. T. (2002) The hydrologic cycle in deep-time climate problems. *Nature*, **419**, 191-198.
- Piscart C., Lecerf A., Usseglio-Polatera P., Moreteau J. C., Beisel J. N. (2005) Biodiversity patterns along a salinity gradient: the case of net-spinning caddisflies. *Biodiversity and Conservation*, **14**, 2235-2249.

- Poff N. L. (1997) Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, **16**, 391-409.
- Poff N. L., Allan J. D., Bain M. B., Karr J. R., Prestegard K. L., Richter B. D., Sparks R. E., Stromberg J. C. (1997) The natural flow regime. *BioScience*, **47**, 769-784.
- Poff N. L., Olden J. D., Vieira N. K. M., Finn D. S., Simmons M. P., Kondratieff B. C. (2006) Functional trait niches of North American lotic insects: traits-based ecological applications in light of phylogenetic relationships. *Journal of the North American Benthological Society*, **25**, 730-755.
- Pörtner H. O., Farrell A. P. (2008) Physiology and Climate Change. *Science*, **322**, 690-692.
- Pounds J. A., Fogden M. P. L., Campbell J. H. (1999) Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature*, **398**, 611-615.

— R —

- Rahel F. J., Olden J. D. (2008) Assessing the effects of climate change on aquatic invasive species. *Conservation Biology*, **22**, 521-533.
- Rawer-Jost C., Böhmer J., Blank J., Rahmann H. (2000) Macroinvertebrate functional feeding group methods in ecological assessment. *Hydrobiologia*, **422**, 225-232.
- Resh V. H. (2007) Multinational, freshwater biomonitoring programs in the developing world: Lessons learned from African and Southeast Asian river surveys. *Environmental Management*, **39**, 737-748.
- Resh V. H. (2008) Which group is best? Attributes of different biological assemblages used in freshwater biomonitoring programs. *Environmental Monitoring and Assessment*, **138**, 131-138.
- Resh V. H., Hildrew A. G., Statzner B., Townsend C. R. (1994) Theoretical habitat templates, species traits, and species richness: a synthesis of long-term ecological research on the Upper Rhône River in the context of concurrently developed ecological theory. *Freshwater Biology*, **31**, 539-554.
- Revenga C., Campbell I., Abell R., De Villiers P., Bryer M. (2005) Prospects for monitoring freshwater ecosystems towards the 2010 targets. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, **360**, 397-413.
- Ricciardi A., Rasmussen J. B. (1999) Extinction rates of North American freshwater fauna. *Conservation Biology*, **13**, 1220-1222.
- Richards C., Haro R. J., Johnson L. B., Host G. E. (1997) Catchment and reach-scale properties as indicators of macroinvertebrate species traits. *Freshwater Biology*, **37**, 219-231.
- Richter O., Suhling F., Müller O., Kern D. (2008) A model for predicting the emergence of dragonflies in a changing climate. *Freshwater Biology*, **53**, 1868-1880.
- Rodríguez-Trelles F., Rodríguez M. A. (1998) Rapid micro-evolution and loss of chromosomal diversity in *Drosophila* in response to climate warming. *Evolutionary Ecology*, **12**, 829-838.
- Roger M. C., Faessel B., Lafont M. (1991) Impact thermique des effluents du Centre de Production Nucléaire du Bugey sur les invertébrés benthiques du Rhône. *Hydroécologie Appliquée*, **1**, 63-110.
- Romesburg H. C. (1985) Exploring, confirming, and randomization tests. *Computers & Geosciences*, **11**, 19-37.

- Root T. L., Price J. T., Hall K. R., Schneider S. H., Rosenzweig C., Pounds J. A. (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, **421**, 57-60.
- Roy D. B., Sparks T. H. (2000) Phenology of British butterflies and climate change. *Global Change Biology*, **6**, 407-416.

— S —

- Saino N., Rubolini D., Lehikoinen E., Sokolov L. V., Bonisoli-Alquati A., Ambrosini R., Boncoraglio G., Møller A. P. (2009) Climate change effects on migration phenology may mismatch brood parasitic cuckoos and their hosts. *Biology Letters*, **5**, 539-541.
- Sala O. E., Chapin F. S., Armesto J. J., Berlow E., Bloomfield J., Dirzo R., Huber-Sanwald E., Huenneke L. F. (2000) Biodiversity - Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, **287**, 1770-1774.
- Schiermeier Q. (2011) Extreme Measures. *Nature*, **477**, 148-149.
- Schneider S., Melzer A. (2003) The trophic index of macrophytes (TIM) - a new tool for indicating the trophic state of running waters. *International Review of Hydrobiology*, **88**, 49-67.
- Smith V. H., Tilman G. D., Nekola J. C. (1999) Eutrophication: impacts of excess nutrient inputs on freshwater, marine, and terrestrial ecosystems. *Environmental Pollution*, **100**, 179-196.
- Smol J. P. (2010) The power of the past: using sediments to track the effects of multiple stressors on lake ecosystems. *Freshwater Biology*, **55**, 43-59.
- Sneath P. H. A., Sokal R. R. (1973) *Numerical Taxonomy: The Principles and Practice of Numerical Classification*, W. H. Freeman, San Francisco.
- Snook D. L., Milner A. M. (2002) Biological traits of macroinvertebrates and hydraulic conditions in a glacier-fed catchment (French Pyrenees). *Archiv für Hydrobiologie*, **153**, 245-271.
- Souben J., Loiseau J., Roger M. C. (2012) Dynamics of colonization by *Chelicorophium curvispinum* (Crustacea: Amphipoda) in navigable waterways of the Seine basin. *Hydroécologie Appliquée*, doi: 10.1051/hydro/2012051.
- Souchon Y. (2002) Milieux aquatiques et poissons. In: *La Loire, vallées et vals du grand fleuve sauvage*. Delachaux et Niestlé, Paris.
- Souchon Y., Lamouroux N., Capra H., Chandesris A. (2003) La méthodologie Estimhab dans le paysage des méthodes de microhabitat. Irstea Lyon MAEP-LHQ, Lyon.
- Souchon Y., Roger M. C., Villeneuve B., Piffady J. (2011) Rhône amont. CNPE Bugey. Tendances temporelles de l'hydrologie, de la température et des communautés biologiques de macroinvertébrés et de poissons au cours des trente dernières années (1980-2009). Pôle Hydroécologie des cours d'eau Onema-Irstea Lyon MAEP-LHQ, Lyon.
- Southwood T. R. E. (1977) Habitat, the templet for ecological strategies? *Journal of Animal Ecology*, **46**, 337-365.
- Statzner B., Bady P., Dolédec S., Schöll F. (2005) Invertebrate traits for the biomonitoring of large European rivers: an initial assessment of trait patterns in least impacted river reaches. *Freshwater Biology*, **50**, 2136-2161.
- Statzner B., Bêche L. A. (2010) Can biological invertebrate traits resolve effects of multiple stressors on running water ecosystems? *Freshwater Biology*, **55**, 80-119.
- Statzner B., Bis B., Dolédec S., Usseglio-Polatera P. (2001a) Perspectives for biomonitoring at large spatial scales: a unified measure for the functional composition on invertebrate communities in European running waters. *Basic and Applied Ecology*, **2**, 73-85.

- Statzner B., Bonada N., Dolédec S. (2007) Conservation of taxonomic and biological trait diversity of European stream macroinvertebrate communities: a case for a collective public database. *Biodiversity and Conservation*, **16**, 3609-3632.
- Statzner B., Bonada N., Dolédec S. (2008) Biological attributes discriminating invasive from native European stream macroinvertebrates. *Biological Invasions*, **10**, 517-530.
- Statzner B., Dolédec S., Hugueny B. (2004) Biological trait composition of European stream invertebrate communities: assessing the effects of various trait filter types. *Ecography*, **27**, 470-488.
- Statzner B., Hildrew A. G., Resh V. H. (2001b) Species traits and environmental constraints: Entomological research and the history of ecological theory. *Annual Review of Entomology*, **46**, 291-316.
- Statzner B., Hoppenhaus K., Arens M. F., Richoux P. (1997) Reproductive traits, habitat use and templet theory: a synthesis of world-wide data on aquatic insects. *Freshwater Biology*, **38**, 109-135.
- Statzner B., Resh V. H. (1993) Multiple-site and multiple-year analyses of stream insect emergence - a test of ecological theory. *Oecologia*, **96**, 65-79.
- Statzner B., Resh V. H., Roux A. L. (1994) The synthesis of long-term ecological research in the context of concurrently developed ecological theory: design of a research strategy for the Upper Rhône River and its floodplain. *Freshwater Biology*, **31**, 253-263.
- Stefanescu C., Peñuelas J., Filella I. (2003) Effects of climatic change on the phenology of butterflies in the northwest Mediterranean Basin. *Global Change Biology*, **9**, 1494-1506.
- Stenseth N. C., Mysterud A., Ottersen G., Hurrell J. W., Chan K. S., Lima M. (2002) Ecological effects of climate fluctuations. *Science*, **297**, 1292-1296.
- Strayer D. L. (2010) Alien species in fresh waters: ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future. *Freshwater Biology*, **55**, 152-174.

— T —

- Tachet H., Gaschignard-Fossati O., Cellot B., Berly A. (1988) Le macrobenthos de la Saône. *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology*, **24**, 83-100.
- Tachet H., Richoux P., Bournaud M., Usseglio-Polatera P. (2006) *Invertébrés d'eau douce: Systématique, biologie, écologie*, CNRS Editions, Paris.
- Tewksbury J. J., Huey R. B., Deutsch C. A. (2008) Putting the heat on tropical animals. *Science*, **320**, 1296-1297.
- Thienemann (1918) Lebensgemeinschaft und Lebensraum. *Naturwissenschaftliche Wochenschrift N. F.*, **17**, 281-290, 297-303.
- Thioulouse J., Chessel D. (1987) Multi-table analysis of ecological factors .I: from description of ecosystem status to that of ecosystem function using triadic analysis. *Acta Oecologica-Oecologia Generalis*, **8**, 463-480.
- Thioulouse J., Simier M., Chessel D. (2004) Simultaneous analysis of a sequence of paired ecological tables. *Ecology*, **85**, 272-283.
- Thomas A., Chovet M. (2012) Découverte de l'Anodonte chinoise *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834) (Mollusca, Bivalvia, Unionidae) dans le canal d'Orléans (Loiret, France). *MalaCo*, **9**, sous presse.
- Thomas C. D., Cameron A., Green R. E., Bakkenes M., Beaumont L. J., Collingham Y. C., Erasmus B. F. N., De Siqueira M. F. (2004) Extinction risk from climate change. *Nature*, **427**, 145-148.

- Thomas C. D., Lennon J. J. (1999) Birds extend their ranges northwards. *Nature*, **399**, 213-213.
- Tockner K., Pusch M., Borchardt D., Lorang M. S. (2010) Multiple stressors in coupled river-floodplain ecosystems. *Freshwater Biology*, **55**, 135-151.
- Tomanek L. (2008) The importance of physiological limits in determining biogeographical range shifts due to global climate change: The heat-shock response. *Physiological and Biochemical Zoology*, **81**, 709-717.
- Townsend C. R. (1989) The patch dynamics concept of stream community ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, **8**, 36-50.
- Townsend C. R., Dolédec S., Scarsbrook M. R. (1997) Species traits in relation to temporal and spatial heterogeneity in streams: A test of habitat templet theory. *Freshwater Biology*, **37**, 367-387.
- Townsend C. R., Hildrew A. G. (1994) Species traits in relation to a habitat templet for river systems. *Freshwater Biology*, **31**, 265-275.
- Townsend C. R., Uhlmann S. S., Matthaei C. D. (2008) Individual and combined responses of stream ecosystems to multiple stressors. *Journal of Applied Ecology*, **45**, 1810-1819.

— U —

- Umina P. A., Weeks A. R., Kearney M. R., McKechnie S. W., Hoffmann A. A. (2005) A rapid shift in a classic clinal pattern in *Drosophila* reflecting climate change. *Science*, **308**, 691-693.
- Usseglio-Polatera P., Beisel J. N. (2002) Longitudinal changes in macroinvertebrate assemblages in the Meuse River: Anthropogenic effects versus natural change. *River Research and Applications*, **18**, 197-211.
- Usseglio-Polatera P., Bournaud M. (1989) Trichoptera and Ephemeroptera as indicators of environmental changes of the Rhône River at Lyon over the last twenty-five years. *Regulated Rivers: Research & Management*, **4**, 249-262.
- Usseglio-Polatera P., Bournaud M., Richoux P., Tachet H. (2000a) Biological and ecological traits of benthic freshwater macroinvertebrates: relationships and definition of groups with similar traits. *Freshwater Biology*, **43**, 175-205.
- Usseglio-Polatera P., Bournaud M., Richoux P., Tachet H. (2000b) Biomonitoring through biological traits of benthic macroinvertebrates: how to use species trait databases? *Hydrobiologia*, **422**, 153-162.
- Usseglio-Polatera P., Richoux P., Bournaud M., Tachet H. (2001) A functional classification of benthic macroinvertebrates based on biological and ecological traits: application to river condition assessment and stream management. *Archiv für Hydrobiologie/Supplement*, **139**, 53-83.
- Usseglio-Polatera P., Wasson J. G., Archaimbault V. (2009) Protocole expérimental d'échantillonnage des macroinvertébrés en cours d'eau profond. Note technique Université de Metz - Irstea.

— V —

- Van Kleef H. H., Verberk W., Leuven R., Esselink H., Van Der Velde G., Van Duinen G. A. (2006) Biological traits successfully predict the effects of restoration management on macroinvertebrates in shallow softwater lakes. *Hydrobiologia*, **565**, 201-216.
- Vannote R. L., Minshall G. W., Cummins K. W., Sedell J. R., Cushing C. E. (1980) The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **37**, 130-137.
- Verberk W. C. E. P., Sipel H., Esselink H. (2008) Life-history strategies in freshwater macroinvertebrates. *Freshwater Biology*, **53**, 1722-1738.
- Verneaux J., Faessel B., Malesieux G. (1976) Note préliminaire à la proposition de nouvelles méthodes de détermination de la qualité des eaux courantes. Travaux du Laboratoire d'Hydrobiologie de l'Université de Besançon.
- Vicaud A. (2008) Cooling water needs for electrical power plants. *Houille Blanche-Revue Internationale de l'Eau*, 34-40.
- Vidal J. P., Martin E., Franchisteguy L., Baillon M., Soubeyroux J.-M. (2010) A 50-year high-resolution atmospheric reanalysis over France with the Safran system. *International Journal of Climatology*, **30**, 1627-1644.
- Vieira N. K. M., Poff N. L., Carlisle D. M., Moulton S. R., Koski M. L., Kondratieff B. C. (2006) A database of lotic invertebrate traits for North America. U.S. Geological Survey Data Series 187, Reston.
- Villeneuve B., Souchon Y. (2008) Analyse des séries temporelles biologiques relevées au droit des CNPE EDF. Rapport 1 - Premiers résultats concernant les poissons. Pôle Hydroécologie des cours d'eau Onema-Irstea Lyon MAEP-LHQ, Lyon.
- Visser M. E., Both C. (2005) Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **272**, 2561-2569.

— W —

- Walther G. R. (2010) Community and ecosystem responses to recent climate change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, **365**, 2019-2024.
- Walther G. R., Post E., Convey P., Menzel A., Parmesan C., Beebee T. J. C., Fromentin J. M., Hoegh-Guldberg O. (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature*, **416**, 389-395.
- Ward J. H. (1963) Hierarchical grouping to optimize an objective function. *Journal of the American Statistical Association*, **58**, 236-244.
- Warren M. S., Hill J. K., Thomas J. A., Asher J., Fox R., Huntley B., Roy D. B., Telfer M. G. (2001) Rapid responses of British butterflies to opposing forces of climate and habitat change. *Nature*, **414**, 65-69.
- Wasson J. G. (1996) Regional structures of the Loire basin. *Houille Blanche-Revue Internationale de l'Eau*, **51**, 25-31.
- Wasson J. G., Chandesris A., Pella H., Blanc L. (2004) Les Hydro-écorégions : une approche fonctionnelle de la typologie des rivières pour la Directive cadre Européenne sur l'Eau. *Ingénieries. Eau Agriculture Territoires*, **40**, 3-10.
- Webb B. W. (1996) Trends in stream and river temperature. *Hydrological Processes*, **10**, 205-226.

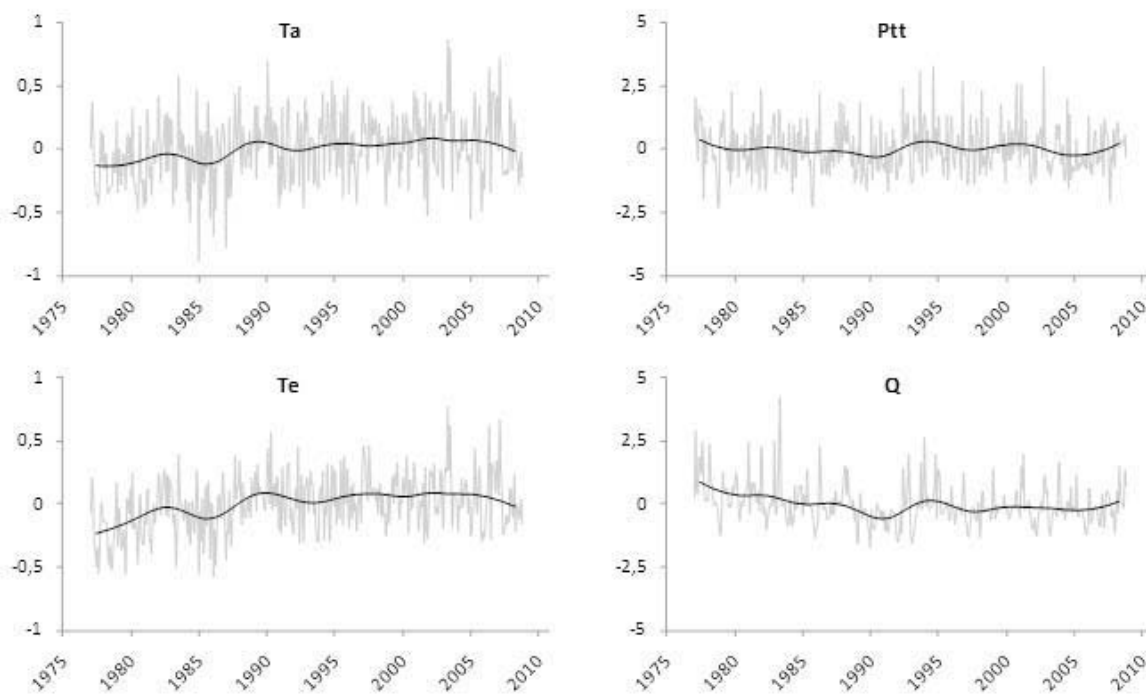
- Webb B. W., Clack P. D., Walling D. E. (2003) Water-air temperature relationships in a Devon river system and the role of flow. *Hydrological Processes*, **17**, 3069-3084.
- Webb B. W., Hannah D. M., Moore R. D., Brown L. E., Nobilis F. (2008) Recent advances in stream and river temperature research. *Hydrological Processes*, **22**, 902-918.
- Webb B. W., Nobilis F. (2007) Long-term changes in river temperature and the influence of climatic and hydrological factors. *Hydrological Sciences Journal-Journal Des Sciences Hydrologiques*, **52**, 74-85.
- Wedekind C., Kueng C. (2010) Shift of spawning season and effects of climate warming on developmental stages of a Grayling (Salmonidae). *Conservation Biology*, **24**, 1418-1423.
- Westlake D. (1981) Temporal changes in aquatic macrophytes and their environment. In: *Dynamique de Populations et Qualité de l'Eau*. Gauthier-Villars, Paris.
- Whitehead P. G., Wilby R. L., Battarbee R. W., Kernan M., Wade A. J. (2009) A review of the potential impacts of climate change on surface water quality. *Hydrological Sciences Journal-Journal Des Sciences Hydrologiques*, **54**, 101-123.
- Whitehead P. G., Wilby R. L., Butterfield D., Wade A. J. (2006) Impacts of climate change on in-stream nitrogen in a lowland chalk stream: An appraisal of adaptation strategies. *Science of the Total Environment*, **365**, 260-273.
- Wilby R. L., Orr H., Watts G., Battarbee R. W., Berry P. M., Chadd R., Dugdale S. J., Dunbar M. J. (2010) Evidence needed to manage freshwater ecosystems in a changing climate: Turning adaptation principles into practice. *Science of the Total Environment*, **408**, 4150-4164.
- Williams D. D. (1996) Environmental constraints in temporary fresh waters and their consequences for the insect fauna. *Journal of the North American Benthological Society*, **15**, 634-650.
- Williams T. A., Abberton M. T. (2004) Earlier flowering between 1962 and 2002 in agricultural varieties of white clover. *Oecologia*, **138**, 122-126.
- Wilson P. R., Ainley D. G., Nur N., Jacobs S. S., Barton K. J., Ballard G., Comiso J. C. (2001) Adelie penguin population change in the pacific sector of Antarctica: relation to sea-ice extent and the Antarctic Circumpolar Current. *Marine Ecology-Progress Series*, **213**, 301-309.
- Wilson R. J., Gutierrez D., Gutierrez J., Martinez D., Agudo R., Monserrat V. J. (2005) Changes to the elevational limits and extent of species ranges associated with climate change. *Ecology Letters*, **8**, 1138-1146.
- Winder M., Schindler D. E. (2004) Climate change uncouples trophic interactions in an aquatic ecosystem. *Ecology*, **85**, 2100-2106.
- Wood P. J., Hannah D. M., Agnew M. D., Petts G. E. (2001) Scales of hydroecological variability within a groundwater-dominated stream. *Regulated Rivers: Research & Management*, **17**, 347-367.
- Woodward G., Perkins D. M., Brown L. E. (2010) Climate change and freshwater ecosystems: impacts across multiple levels of organization. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, **365**, 2093-2106.
- Wright J. F., Clarke R. T., Gunn R. J. M., Kneebone N. T., Davy-Bowker J. (2004) Impact of major changes in flow regime on the macroinvertebrate assemblages of four chalk stream sites, 1997-2001. *River Research and Applications*, **20**, 775-794.

– X Y Z –

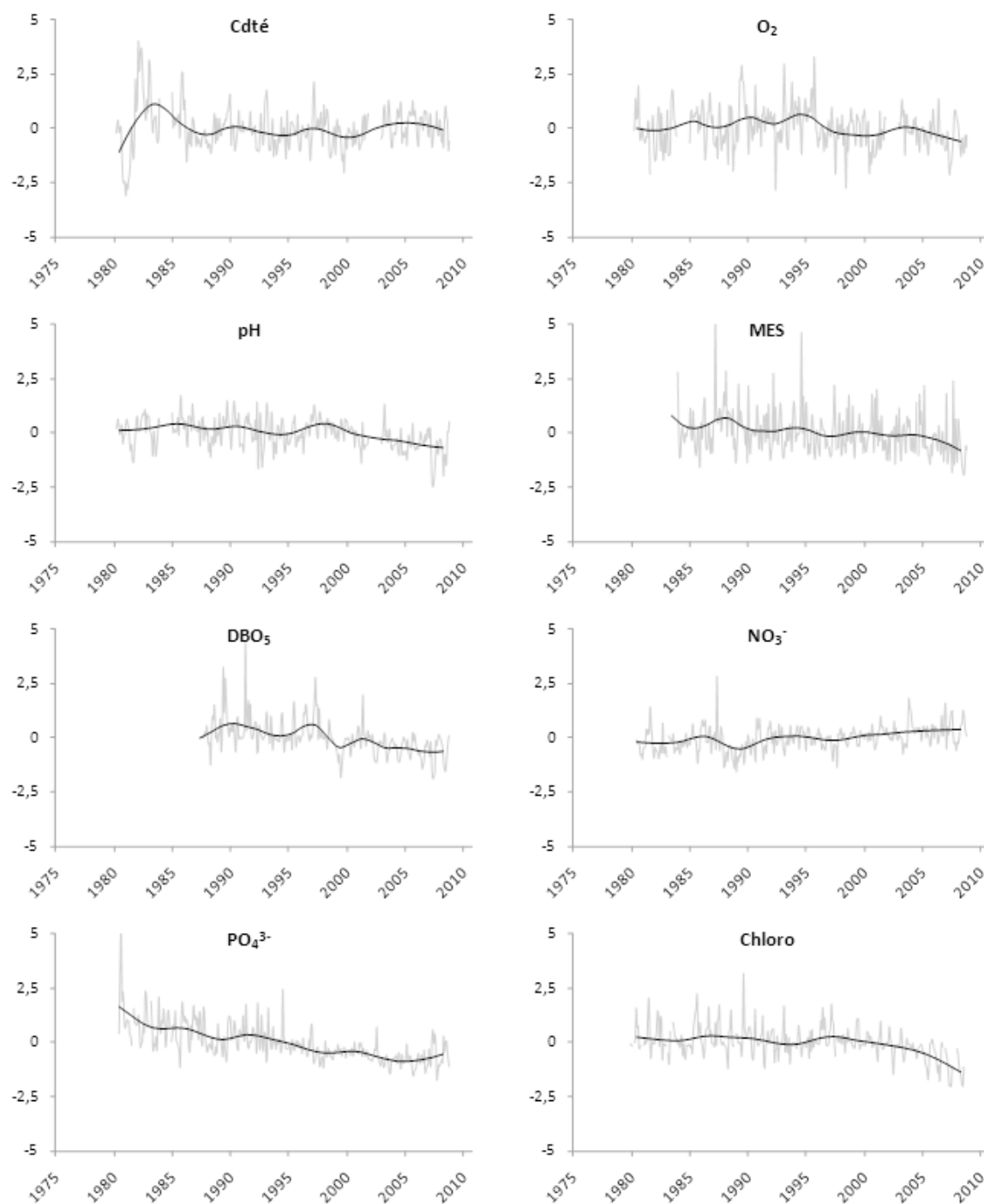
- Xenopoulos M. A., Lodge D. M., Alcamo J., Marker M., Schulze K., Van Vuuren D. P. (2005) Scenarios of freshwater fish extinctions from climate change and water withdrawal. *Global Change Biology*, **11**, 1557-1564.
- Yvon-Durocher G., Jones J. I., Trimmer M., Woodward G., Montoya J. M. (2010) Warming alters the metabolic balance of ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, **365**, 2117-2126.
- Ziegler A. D., Maurer E. P., Sheffield J., Nijssen B., Wood E. F., Lettenmaier D. P. (2005) Detection time for plausible changes in annual precipitation, evapotranspiration, and streamflow in three Mississippi River sub-basins. *Climatic Change*, **72**, 17-36.
- Zweimuller I., Zessner M., Hein T. (2008) Effects of climate change on nitrate loads in a large river: the Austrian Danube as example. *Hydrological Processes*, **22**, 1022-1036.

ANNEXES

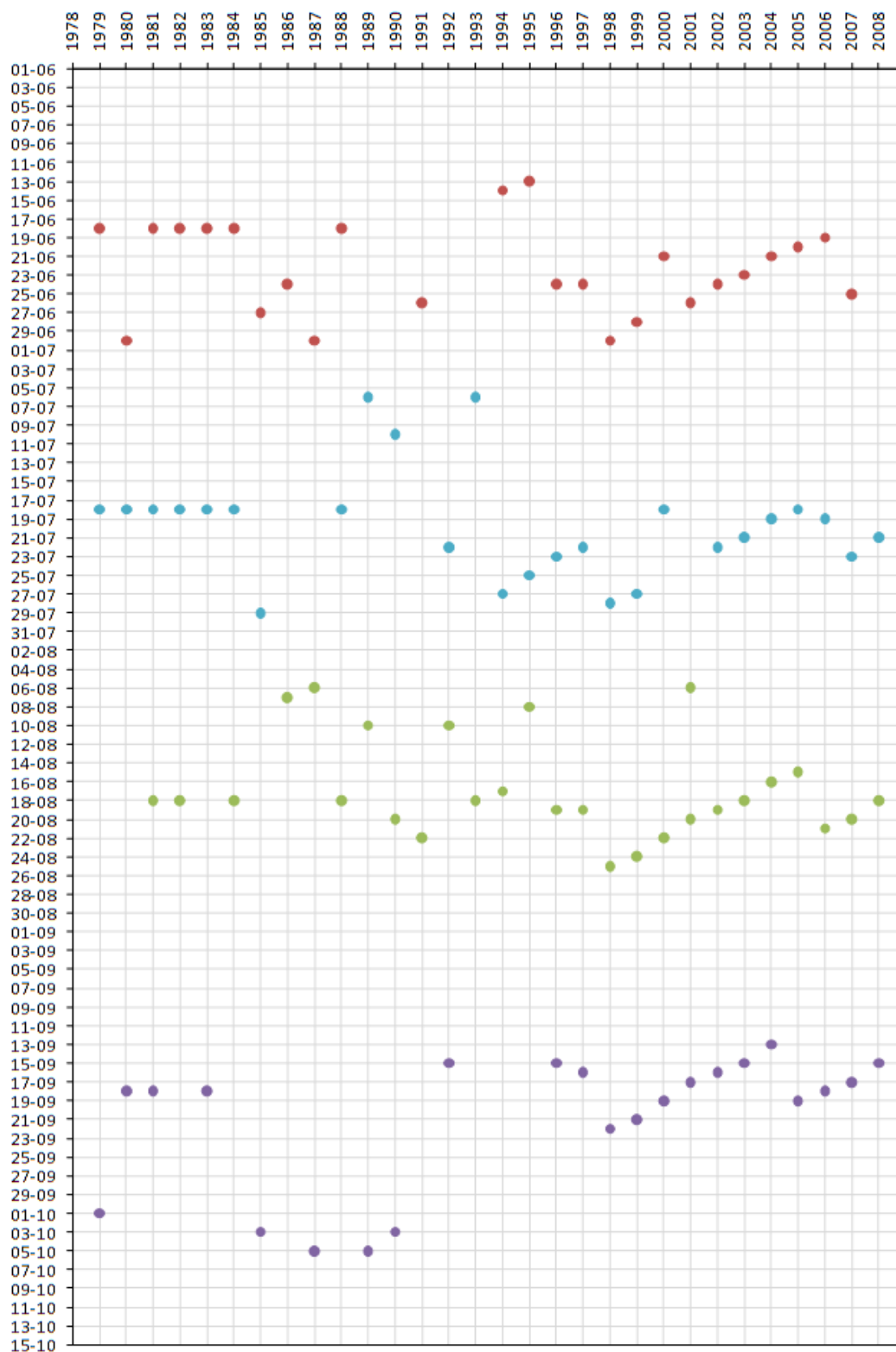
Annexe 1 : Séries complètes (désaisonnalisées) des paramètres atmosphériques (Ta, Ptt) et hydroclimatiques (Te, Q) entre 1977 et 2008 (courbes grises). Les tendances long-terme sont illustrées par un lissage loess utilisant une fenêtre de 30% des données (courbes noires).



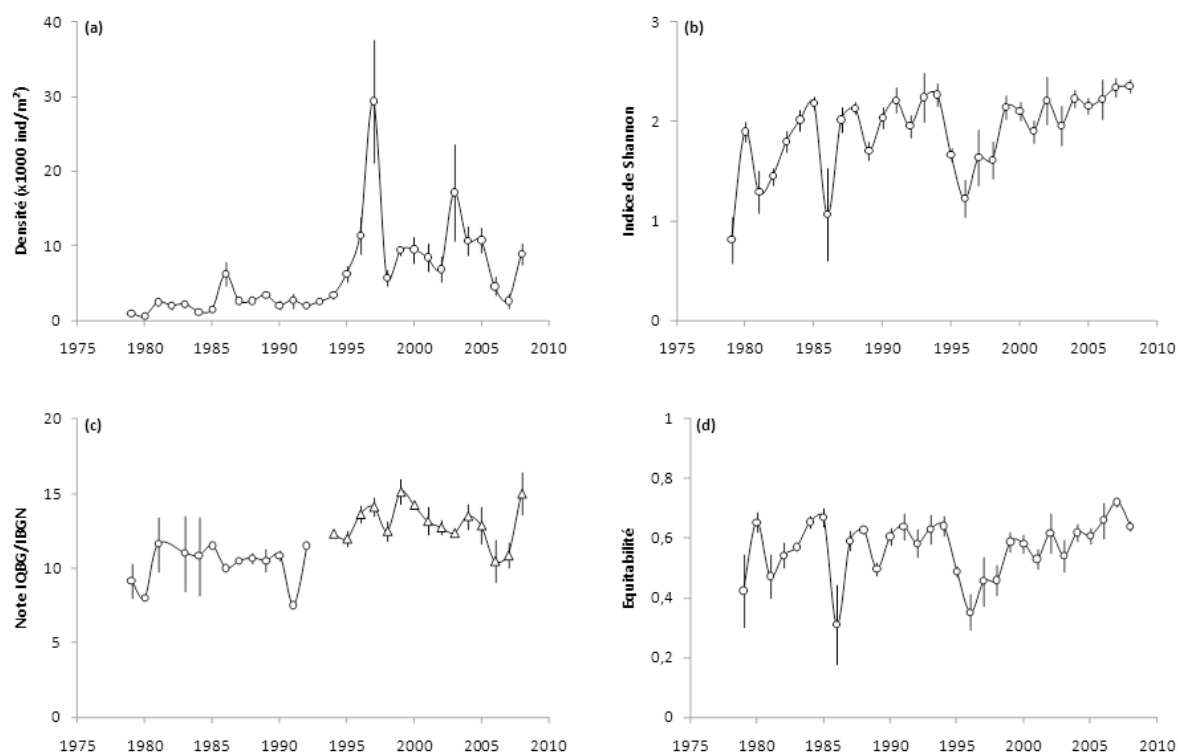
Annexe 2 : Séries complètes (désaisonnalisées) des paramètres de qualité d'eau entre 1977 et 2008 (courbes grises). Les tendances long-terme sont illustrées par un lissage loess utilisant une fenêtre de 30% des données (courbes noires).



Annexe 3 : Répartition entre les quatre « saisons » (rouge = saison 1 ; bleu = saison 2 ; vert = saison 3 ; violet = saison 4) des 100 dates d'échantillonnage des invertébrés effectuées à Dampierre entre 1979 et 2008 (points).



Annexe 4 : Evolutions long-terme globales (courbes noires) et saisonnières (barres d'erreur standard) à Dampierre (a) de la densité d'individus, (b) de l'indice de diversité de Shannon, (c) de la note IQBG (cercles) ou IBGN (triangles) et (d) de l'équitabilité.



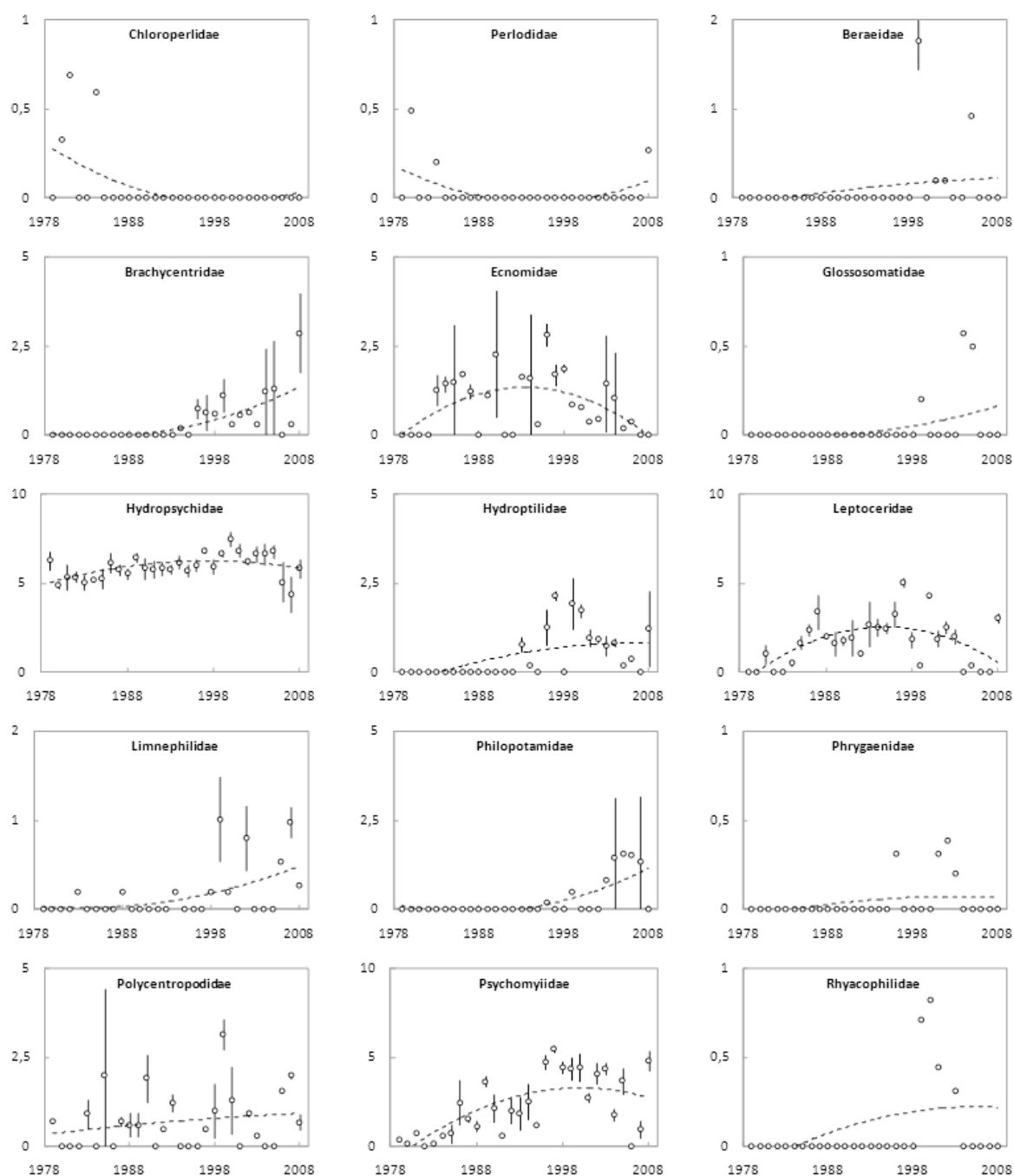
Annexe 5 : Liste des 102 taxons recensés à Dampierre entre 1979 et 2008.

Classe	Ordre	Famille
Insecta	Plecoptera	Chloroperlidae Leuctridae Nemouridae Perlodidae
	Trichoptera	Beraeidae Brachycentridae Ecnomidae Glossosomatidae Goeridae Hydropsychidae Hydroptilidae Lepidostomatidae Leptoceridae Limnephilidae Philopotamidae Phryganeidae Polycentropodidae Psychomyiidae Rhyacophilidae Sericostomatidae Uenoidae
	Ephemeroptera	Baetidae Caenidae Ephemerellidae Ephemeridae Heptageniidae Leptophlebiidae Oligoneuriidae Polymitarcyidae Potamanthidae Siphonuridae
	Heteroptera	Aphelocheiridae Corixidae Gerridae Hydrometridae Mesoveliidae Naucoridae Nepidae Notonectidae Pleidae Veliidae
	Coleoptera	Chrysomelidae Curculionidae Dryopidae Dytiscidae Elmidae Gyrinidae Haliplidae Hydraenidae Hydrochidae Hydrophilidae

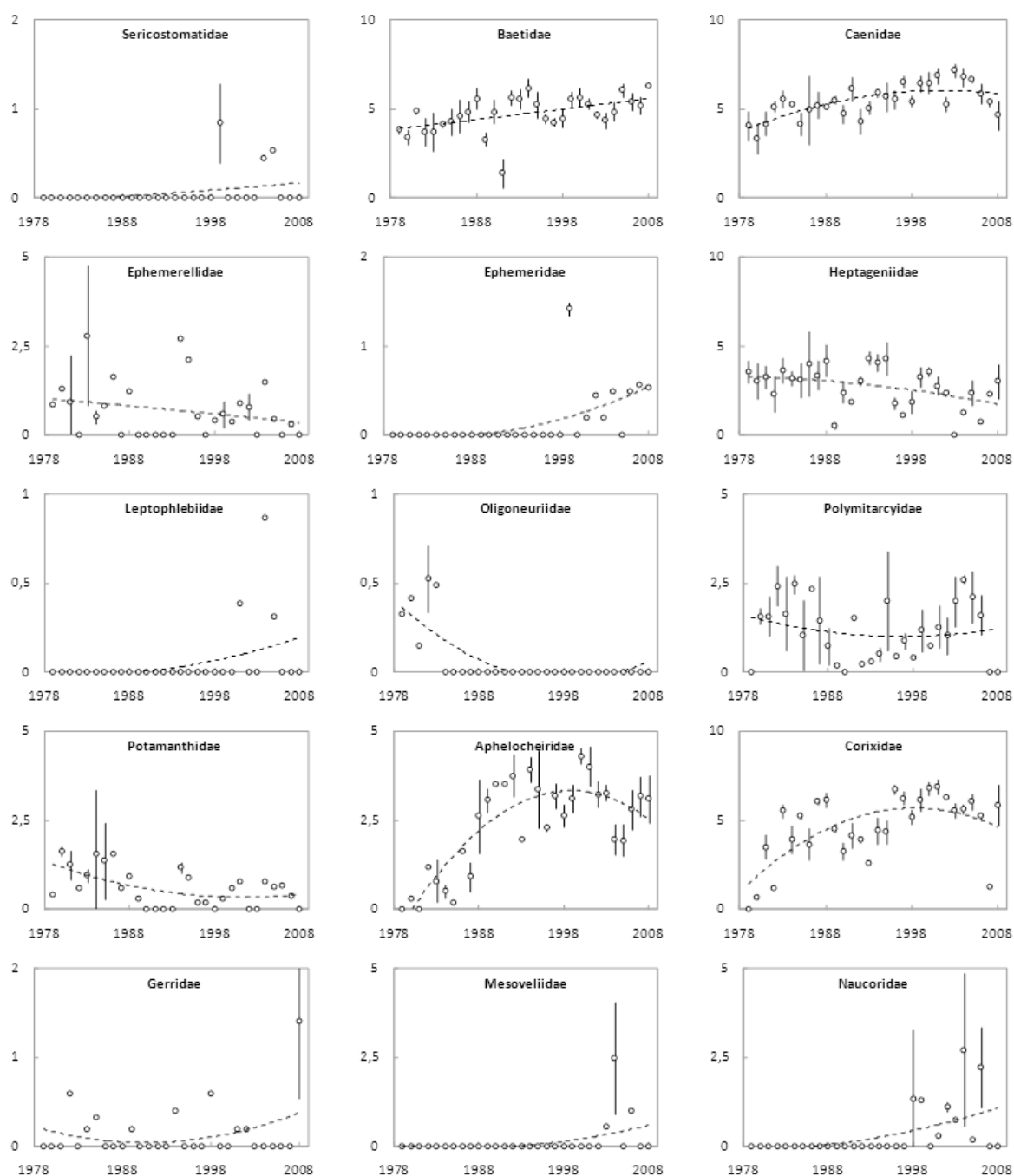
Annexe 5 (suite)

Embranchement ou Classe	Sous-Classe ou Ordre	Famille
Insecta (suite)	Diptera	Anthomyidae
		Athericidae
		Ceratopogonidae
		Chironomidae
		Culicidae
		Dolichopodidae
		Empididae
		Ephydriidae
		Limoniidae
		Psychodidae
		Rhagionidae
		Simuliidae
		Stratiomyidae
		Tabanidae
		Tipulidae
	Odonata	Aeshnidae
		Calopterygidae
		Coenagrionidae
		Cordulegasteridae
		Gomphidae
		Lestidae
		Libellulidae
		Platycnemididae
	Megaloptera	Sialidae
Crustacea	Amphipoda	Corophiidae
	Isopoda	Gammaridae
		Asellidae
	Decapoda	Astacidae
		Atyidae
		Cambaridae
Mollusca	Bivalvia	Corbiculidae
		Dreissenidae
		Sphaeriidae
		Unionidae
	Gasteropoda	Ancylidae
		Bithyniidae
		Ferussakiidae
		Hydrobiidae
		Lymnaeidae
		Neritidae
		Physidae
		Planorbidae
		Valvatidae
		Viviparidae
Achaeta	Hirudinea	Erpobdellidae
		Glossiphoniidae
		Hirudidae
		Piscicolidae
Turbellaria	Tricladida	Dendrocoelidae
		Dugesidae
		Planariidae

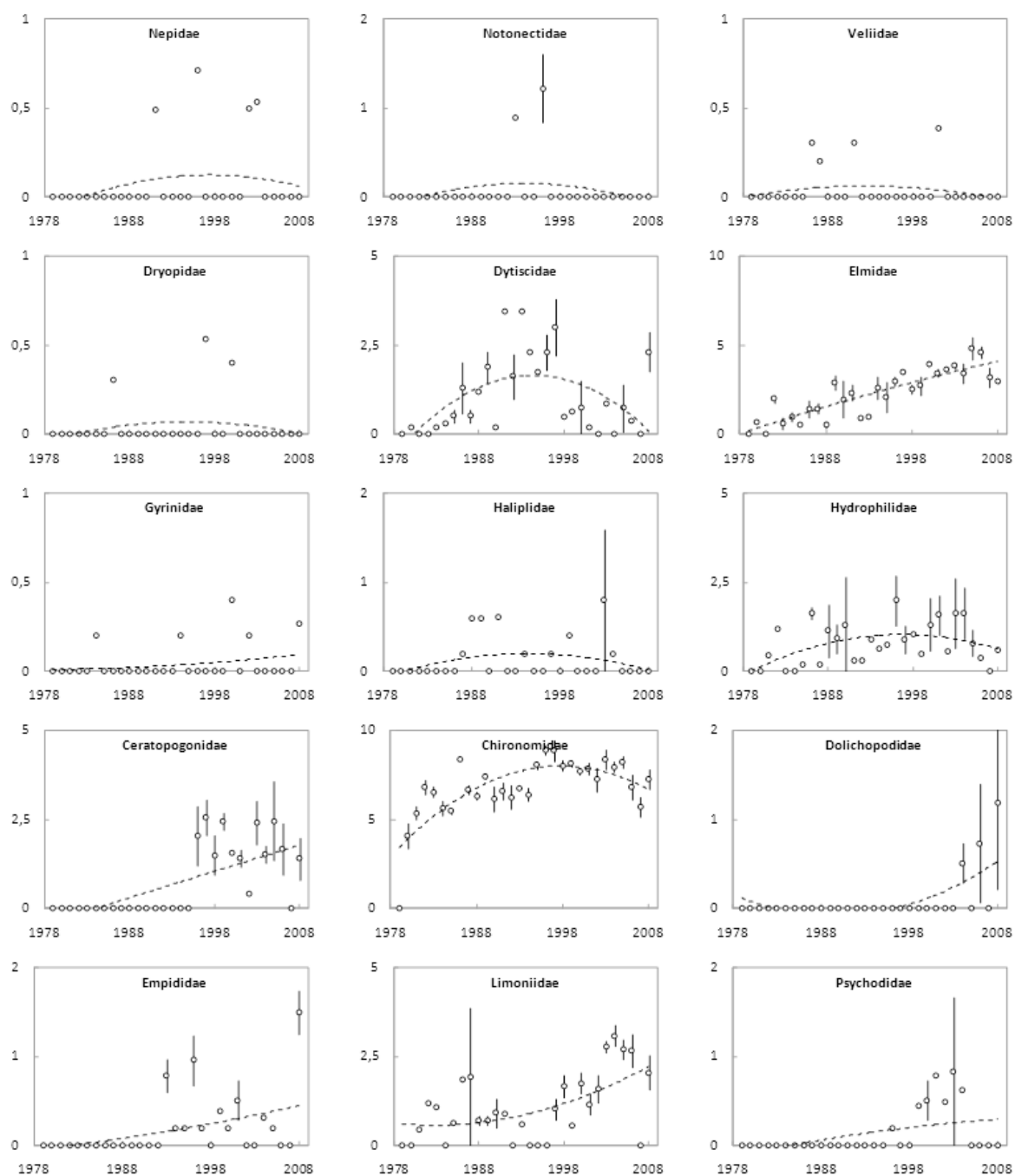
Annexe 6 : Evolution long-terme individuelle des abondances (ln-transformées) moyennes annuelles des 78 taxons qui composent 7 les groupes identifiés en classification (CAH). Les barres d'erreur représentent les variations saisonnières des abondances des taxons pour chaque année et les tendances générales sont illustrées par les courbes de régression (polynôme du second degré).



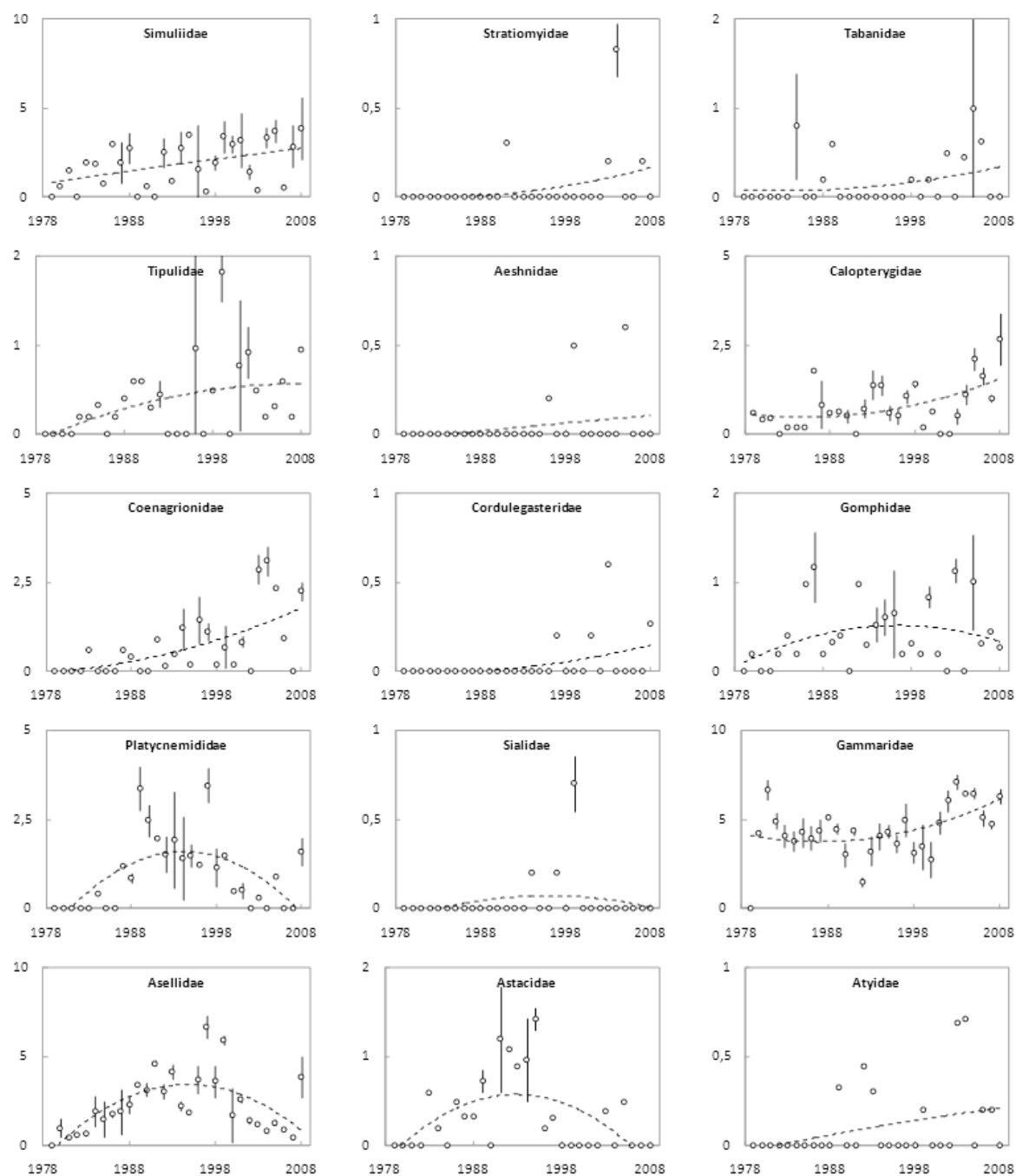
Annexe 6 (suite)



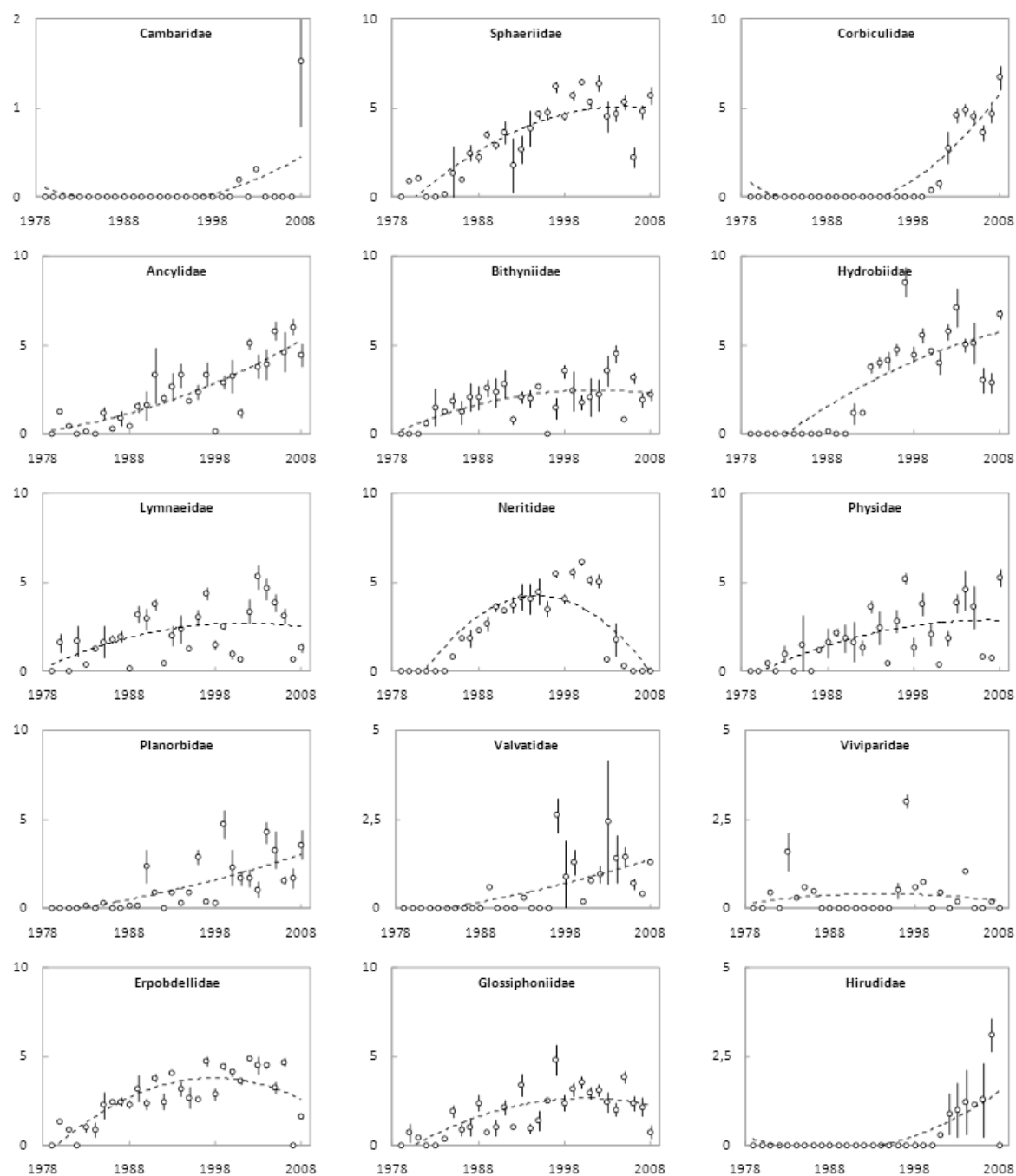
Annexe 6 (suite)



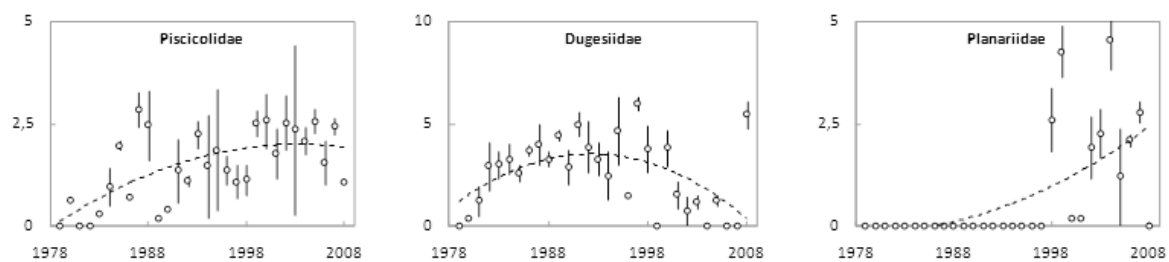
Annexe 6 (suite)



Annexe 6 (suite)



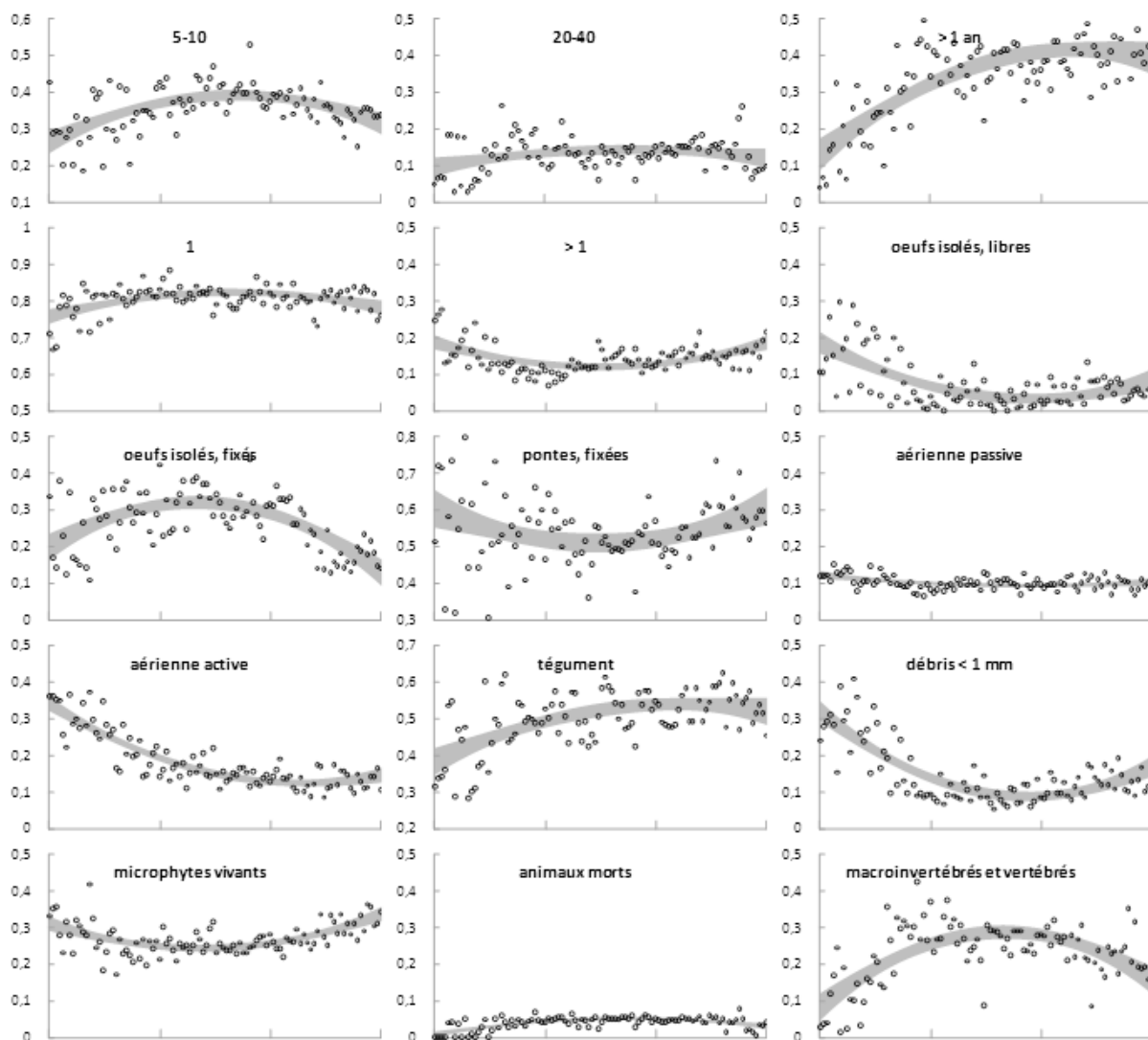
Annexe 6 (suite)



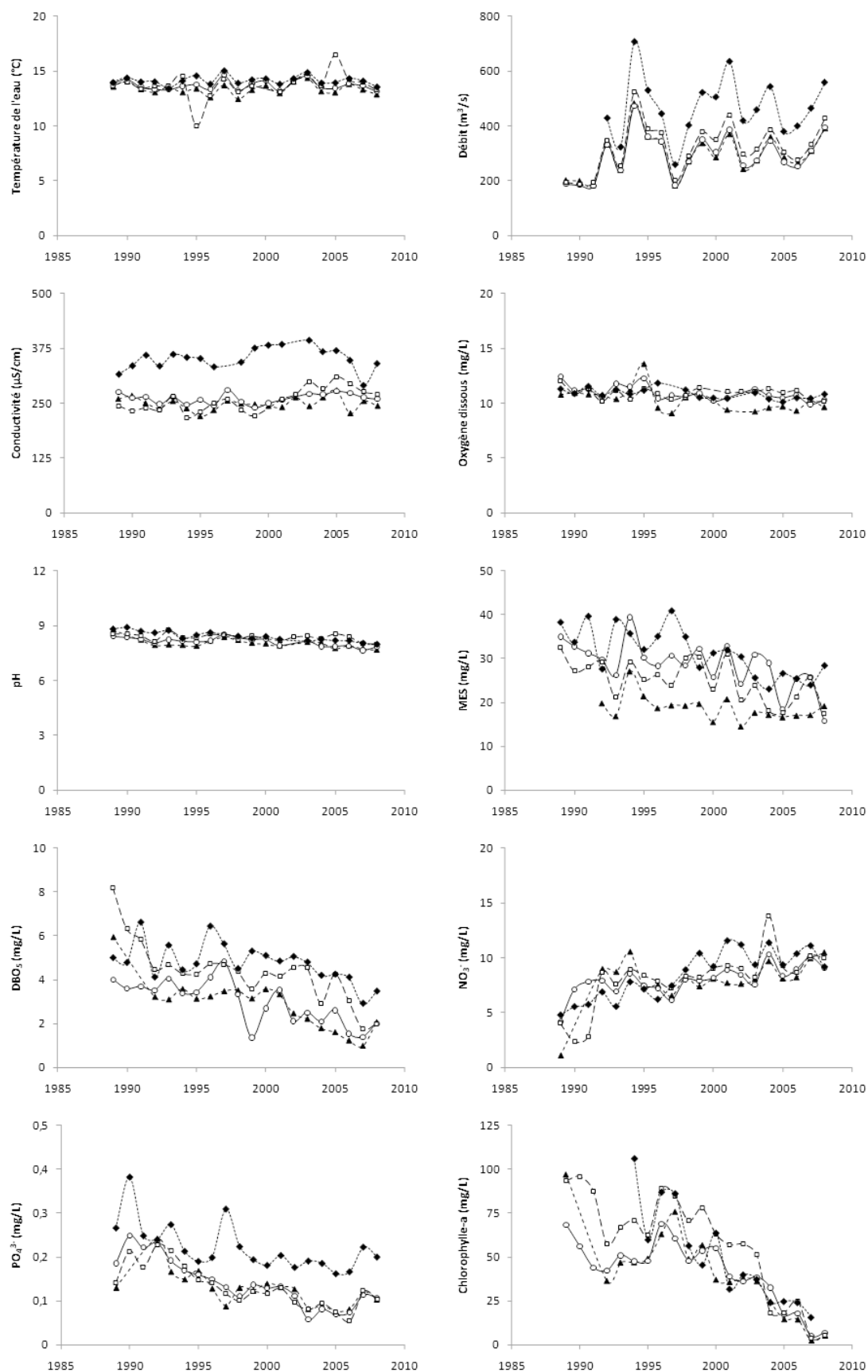
Annexe 7 : Liste des 30 taxons qui constituent le cortège représentatif de la communauté globale à Dampierre (102 taxons).

Embranchement ou Classe	Sous-Classe ou Ordre	Famille
Insecta	Plecoptera	Perlodidae
	Trichoptera	Brachycentridae
		Ecnomidae
		Glossosomatidae
		Hydropsychidae
		Hydroptilidae
		Philopotamidae
		Rhyacophilidae
		Sericostomatidae
	Ephemeroptera	Ephemerellidae
		Heptageniidae
		Oligoneuriidae
		Polymitarcyidae
		Potamanthidae
	Heteroptera	Aphelocheiridae
	Coleoptera	Elmidae
		Gyrinidae
	Odonata	Cordulegasteridae
		Gomphidae
		Platycnemididae
Mollusca	Bivalvia	Corbiculidae
	Gasteropoda	Ancylidae
		Bithyniidae
		Hydrobiidae
		Neritidae
		Physidae
		Planorbidae
Achaeta	Hirudinea	Erpobdellidae
		Glossiphoniidae
		Piscicolidae

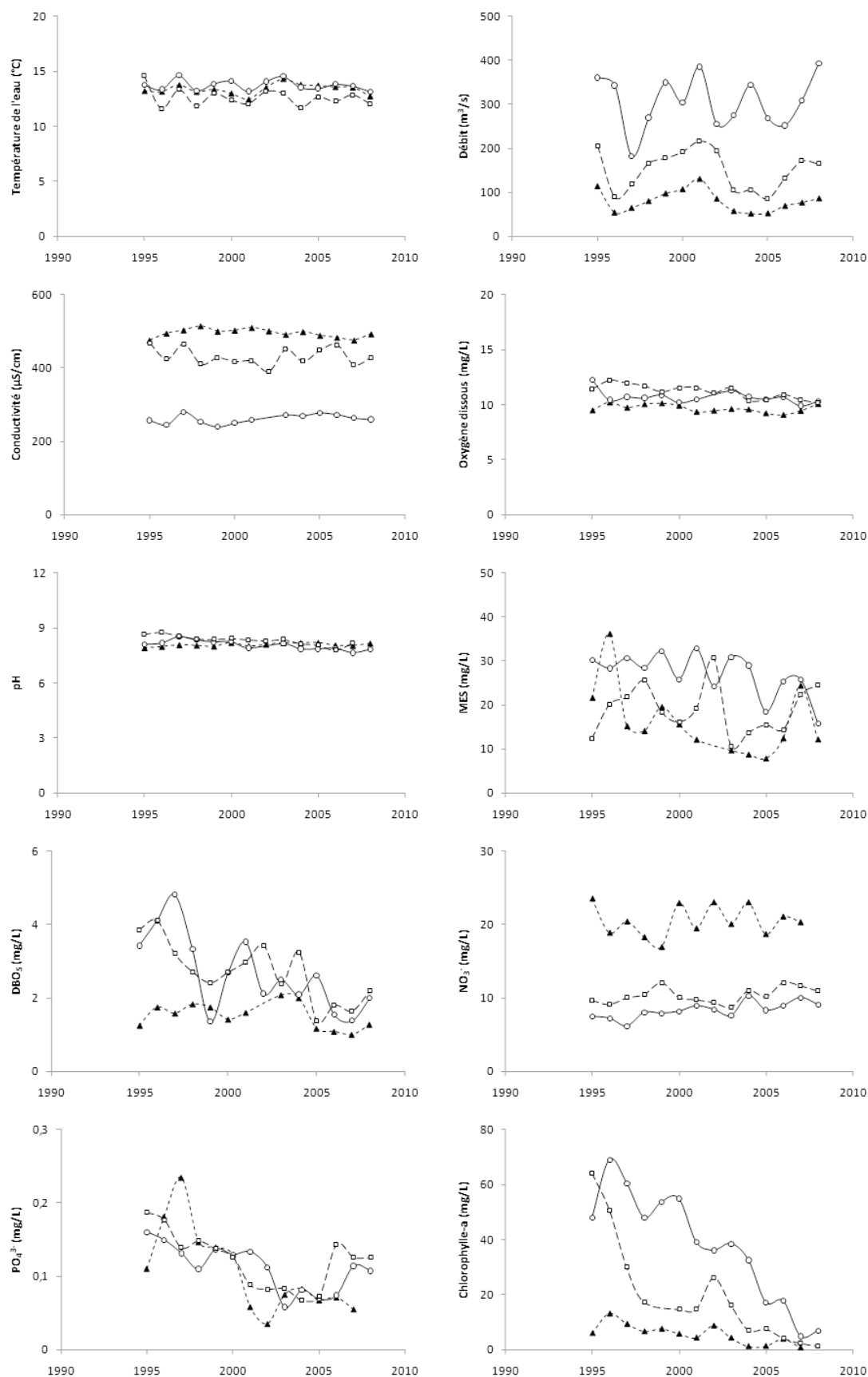
Annexe 8 : Evolution temporelle des modalités de traits biologiques (en fréquences relatives ; cercles) pour lesquelles des prédictions *a priori* sur les tendances long-terme n'ont pas pu être formulées. Les segments figurés sur les axes des abscisses représentent des périodes décennales. Les aires en gris correspondent aux tendances long-terme illustrées par les intervalles de confiance à 95% de modèles polynômiaux de degré 2.



Annexe 9 : Evolutions moyennes annuelles des 10 paramètres abiotiques mesurés sur la Loire à Belleville (triangles noirs), Dampierre (cercles), Saint-Laurent (carrés) et Chinon (losanges noirs) entre 1989 et 2008.



Annexe 10 : Evolutions moyennes annuelles des 10 paramètres abiotiques mesurés sur la Loire à Dampierre (cercles), sur la Seine à Nogent (triangles noirs), et sur la Meuse à Chooz (carrés) entre 1995 et 2008.



PUBLICATIONS

Global versus local change effects on a large European river

Mathieu Floury, Cécile Delattre, Steve J. Ormerod & Yves Souchon

Science of the Total Environment (2012), **441**, 220-229



Global versus local change effects on a large European river

M. Flourey ^{a,*}, C. Delattre ^a, S.J. Ormerod ^b, Y. Souchon ^c

^a EDF R&D, Laboratoire National Hydraulique et Environnement, 6 Quai Watier, BP 49, 78401 Chatou, France

^b Catchment Research Group, Cardiff School of Biosciences, Cardiff University, CF10 3AX, UK

^c Irstea, UR MALY, Milieux Aquatiques, Ecologie et Pollutions, Pôle Hydroécologie Onema/Irstea, 3 bis Quai Chauveau, 69336 Lyon, CP 220, France

HIGHLIGHTS

- This long-term multi-parametric study is one of the first of its kind.
- It illustrates the potential for complex environmental interactions in large rivers.
- It reveals how warming in Loire is consistent with recent atmospheric warming.
- Conversely, local management has larger effects on discharge and water quality.
- This work is expected to form a basis for assessing biological responses to changes.

ARTICLE INFO

Article history:

Received 12 March 2012

Received in revised form 18 September 2012

Accepted 23 September 2012

Available online xxxx

Keywords:

Trend analysis

Temperature

Hydrology

Eutrophication

Water quality

Loire

ABSTRACT

Water temperature and discharge are fundamental to lotic ecosystem function, and both are strongly affected by climate. In large river catchments, however, climatic effects might be difficult to discern from background variability and other cumulative sources of anthropogenic change arising from local land and water management. Here, we use trend analysis and generalised linear modelling on the Loire, the longest river in France to test the hypotheses that i) long-term trends in discharge and river temperature have arisen from climate change and ii) climatic effects on water quality have not been overridden by local effects.

Over 32 years (1977–2008), discharge in the Middle Loire fell by about 100 m³/s while water temperature increased by 1.2 °C with greatest effects during the warm period (May–August). Although increasing air temperature explained 80% of variations in water temperature, basin-wide precipitation showed no long-term trend and accounted for only 18% of inter-annual fluctuations in flow. We suggest that trends in abstraction coupled with a potential increase in evapo-transpiration at the catchment scale could be responsible for the majority of the long-term discharge trend.

Discharge and water temperature explained only 20% of long-term variations in major water quality variables (conductivity, dissolved oxygen, pH, suspended matter, biochemical oxygen demand, nitrate, phosphate and chlorophyll-a), with phosphate and chlorophyll declining contrary to expectations from global change probably as a consequence of improved wastewater treatment.

These data partially support our first hypothesis in revealing how warming in the Loire has been consistent with recent atmospheric warming. However, local management has had larger effects on discharge and water quality in ways that could respectively exacerbate (abstraction) or ameliorate (reduced point-source pollution) warming effects. As one of the first case-studies of its kind, this multi-parametric study illustrates the potential for complex interactions between climate change and other environmental factors in large rivers.

© 2012 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

River thermal and hydrologic regimes are strongly influenced by climatic variations and potentially, therefore, global warming (Whitehead et al., 2009). In Europe, hydroclimatic models of warming predict a generalised rise in air and water temperatures and increasing variability in

river flow, with discharge reduction during summer and increased drought risk likely in major European basins such as the Rhine, Danube or Volga (Webb, 1996; Arnell, 1999; EEA, 2007). Available data show already that warming trends are observable in rivers over a large geographical area (Langan et al., 2001; Daufresne et al., 2004; Hari et al., 2006; Moatar and Gailhard, 2006; EEA, 2007; Hammond and Pryce, 2007; Webb and Nobilis, 2007; Gosse et al., 2008; Pekarova et al., 2008; Zweimuller et al., 2008; Durand and Ormerod, 2009), with trends particularly pronounced since 1976 (IPCC, 2007). Although trends in discharge are more difficult to distinguish from background variability (Ziegler et al., 2005; Massei et al., 2011), retrospective

* Corresponding author. Tel.: +33 1 30 87 79 75; fax: +33 1 30 87 80 86.

E-mail addresses: mathieu.flourey@edf.fr (M. Flourey), cecile.delattre@edf.fr (C. Delattre), ormerod@cardiff.ac.uk (S.J. Ormerod), yves.souchon@irstea.fr (Y. Souchon).

studies and predictive models are currently consistent in revealing increasing discharge seasonality (Andersen et al., 2006; Webb and Nobilis, 2007; Whitehead et al., 2009). At least in high altitude, continental regions, this effect is largely explained by reduced snow cover, reduced spring thaw effects and a shift in winter precipitation from snow to rain (Arnell, 1999; Middelkoop et al., 2001; Nijssen et al., 2001; Eckhardt and Ulbrich, 2003).

Both thermal and hydrological changes in rivers have profound consequences. Temperature not only affects major processes in rivers such as gas dissolution (e.g. oxygen), the kinetics of solutes and pollutants (e.g. dissolution or precipitation) and evaporation, but it also plays a fundamental role in the survival, growth, metabolism, phenology, behaviour and interaction of organisms (Durance and Ormerod, 2010; Walther, 2010; Wilby et al., 2010; Woodward et al., 2010; Yvon-Durocher et al., 2010). Water temperature also affects primary production and litter decomposition thereby affecting river energetics along the entire river continuum (Vannote et al., 1980; Lecerf et al., 2007; Barlocher et al., 2008). Discharge variations also have fundamental effects on fluvial dynamics, solute flux and transport processes, while regulating the diversity, abundance and habitat conditions for organisms (Lake, 2000; Xenopoulos et al., 2005; Brown et al., 2007; Dewson et al., 2007).

Although climate change effects on rivers are now becoming apparent on at least three continents [e.g. Webb and Nobilis, 2007 (Europe); Chessman, 2009 (Australia); Kaushal et al., 2010 (North America)], under some circumstances they are exacerbated, confounded or potentially obscured by other sources of environmental change (Parmesan and Yohe, 2003; Daufresne et al., 2007; Durance and Ormerod, 2009). In large river basins, for example, river temperature and discharge pattern can also be severely affected by human activities that include river regulation for energy production, abstraction for irrigation or domestic and industrial purposes, thermal waste, urbanization, agricultural intensification and deforestation (Caissie, 2006; Webb et al., 2008; Wilby et al., 2010). These activities also affect river water quality either directly or by altering solute dilution (Limbrick, 2003; Bouraoui and Grizzetti, 2008). Some projections suggest that climate and land use will interact, for example through altered fluxes of nitrogen and phosphorus coupled with reduced dilution at low flow (Andersen et al., 2006; Whitehead et al., 2006; Jennings et al., 2009; Johnson et al., 2009). Under these circumstances, being able to distinguish the effects of climate change from other, local effects is an important priority, for example to diagnose the sources of change and guide management action. So far, however, investigations that attempt to make such distinctions are scarce.

In this paper, we use data from the Loire, France's longest river and one of the largest in Europe, to test the hypotheses that i) long-term trends in discharge and river temperature have arisen from climate change and ii) climatic effects on water quality have not been overridden by local effects. Hypothesis i) would be supported if local climatic data could explain trends in river temperature and discharge, while hypothesis ii) would be supported if physico-chemical trends revealed deteriorating water quality consistent with climate-change. In particular, eutrophication and trends in related-variables – typically an increase in biological oxygen demand and nitrate, phosphate and chlorophyll-a concentrations – are expected to be promoted by warmer temperatures and reduced discharge.

The Middle Loire has warmed over recent years, making it an ideal candidate river to test these hypotheses: Moatar and Gailhard (2006) showed that water temperature there has increased significantly by 2.4–3 °C in both spring and summer between 1976 and 2003. The Loire is also considered eutrophic, with warm period (spring–summer) chlorophyll peaks that can exceed 150 µg/L (Lair et al., 1998; Moatar and Meybeck, 2005). Other previous studies have reported on the thermal regime (Moatar and Gailhard, 2006; Gosse et al., 2008), hydrology (Bontron et al., 1999), chemical composition (Grosbois et al., 2001), nutrients (Meybeck et al., 1988) and plankton (Lair, 2001; Picard and Lair, 2005). To the best of our knowledge, however, this is the first study to

consider all such factors together, describing long-term change over a period of three decades and analysing the relationships between observed trends.

2. Material and methods

2.1. Study area and data

The dataset (Appendix A) comes from Dampierre-en-Burly (47.4°N; 2.3°E) and Jargeau (47.5°N; 2.1°E) sites on the upstream Middle Loire (Fig. 1). Here, the Loire is 8th order river, with a catchment of 35,500 km², mean width of 300 m and mean low-water depth of about 1 m. Dampierre is at an altitude of 123 m, 110 km downstream of the confluence with the Allier and 550 km from the source. Jargeau is 40 km downstream of Dampierre, at 109 m. A preliminary climatic, hydrological and chemical study confirmed that the two sites were typical of all other measurement stations in the reach.

To test the main hypotheses, continuous measures of water temperature (*T_w*) and discharge (*Q*) were analysed by monthly steps over the period 1977–2008 using regulatory monitoring data from the Dampierre nuclear power station. Like the three other nuclear plants on the Middle Loire, Dampierre is equipped with an atmospheric cooling system which keeps the volume of diverted water and the temperature of discharge well within the long-term ranges of river temperature and discharge (≤ 0.05 m³/s removed for a 1300 MWe reactor and returned water heated by few tenths of a degree, respectively; see Vicaud, 2008), and thus there is no effect on the trends being studied here.

Specifically to test the first hypothesis, the effects of global climate change on the river's thermal and hydrological regimes were assessed using continuous measurement of air temperature (*T_a*) from Gien (10 km upstream of Dampierre), and of precipitation (*P_{tt}*), measured in the upstream basin. These data were available from the Météo-France national meteorology service at monthly steps for 1977–2008 (see Vidal et al., 2010).

Chemical data were available from both sites to test the second hypothesis. Regulatory monitoring at Dampierre includes continuous measurement of conductivity (*C_{dt}*), dissolved oxygen concentration (*O₂*) and pH for the period 1980–2008, reported monthly. Monitoring by the Loire-Bretagne Basin Water Authority at Jargeau provided monthly values for suspended matter contents (*SM*) since 1984, biochemical oxygen demand (*BOD*) since 1987, and concentrations of nitrate (*NO₃⁻*), phosphate (*PO₄³⁻*) and chlorophyll-a (*Chloro*) since 1980.

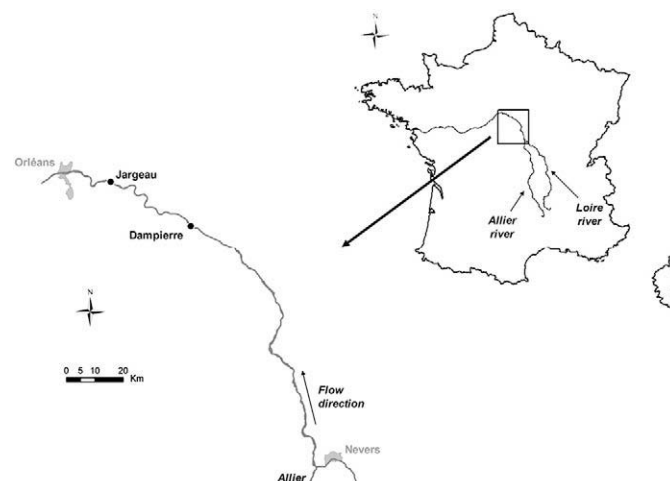


Fig. 1. Location of the Middle Loire and measuring stations.

2.2. Data analysis

All variables were first subject to a Grubbs' test to remove outliers (Grubbs, 1969), and then normalised to account for difference in measurement units. The resultant time series can be written as:

$$\text{Series} = \text{Trend} + \text{Seasonal} + \text{Residuals}.$$

To reduce the risk of spurious correlations and because the focus of analysis was on the origin of the trends, the *Seasonal* component was removed from each time series. In order to do this, each monthly average was converted to a deviation from the average for the same calendar month over the whole 32-year period. The resultant deseasonalized series are those used for the additional analyses.

2.2.1. Trend analysis

The complete Tw and Q series were subject to a Mann–Kendall trend test as adapted by Hamed and Rao (1998). This method detects trends in temporal series after removing autocorrelations by Spearman rank correlation (Daufresne et al., 2004). The test was then implemented on the monthly series to identify months showing significant trends, thereby targeting the period mainly responsible for the overall evolution of Tw and Q. This key period was then selected for each of the 12 variables (Tw, Q, Ta, Ptt, Cdt, O₂, pH, SM, BOD, NO₃[−], PO₄^{3−} and Chloro), and the series so formed were subject to the same trend test.

2.2.2. Modelling relationships between variables

We used a model selection approach to quantify (i) the relative effects of atmospheric variables (Ta and Ptt) in the long-term trends observed for water temperature and discharge and (ii) the relative effects of water temperature and discharge in the long-term evolution of the 8 water quality variables. First, we performed a general linear modelling (GLM; Nelder and Wedderburn, 1972) on Tw and Q using the form:

$$Y = \text{Ta} + \text{Ptt}.$$

Second, we performed a GLM on the chemical variables (Cdt, O₂, pH, SM, BOD, NO₃[−], PO₄^{3−} and Chloro) using the form:

$$Y = \text{Tw} + \text{Q}.$$

Because Y had a normal distribution (all series had been normalised), we used Gaussian models of GLM. The best model was selected for each Y according to Akaike's Information Criterion (AIC) and statistical significance was estimated by analysis of deviance between the null and selected models, validated by Fisher's F test (Fisher, 1950). Finally, the proportion of deviance explained by each explanatory variable retained in the selected model was extracted from the same analysis of deviance.

Only linear models were fitted because the effect of “de-seasonalization” limited options for investigating non-linear effects. Moreover, preliminary investigation of non-linear effects using methods that were still possible after removing seasonal trends gave no significant improvements to model fit.

All analyses were performed using R software (R 2.12.0, R Development Core Team, 2010).

3. Results

3.1. Water temperature and discharge trend analysis

Water temperature increased significantly ($P < 0.001$) over the 32-year period by about 1.2 °C between the first decade (1977–1986) and the last (1999–2008) (Table 1; Fig. 2a). Discharge declined

Table 1

Results of trend test applied to complete (All) and monthly (each month) deseasonalized time series for the water temperature (Tw) and discharge (Q) variables.

Variable	Month	Trend	τ	P	Signif.
Tw	All	↗	0.20	<0.001	***
	May		0.45	<0.001	***
	June		0.48	<0.001	***
	August		0.25	0.048	*
Q	All	↘	−0.16	0.011	*
	May		−0.26	0.035	*
	June		−0.34	0.006	**
	July		−0.26	0.035	*

Only significant trends are shown; τ = Kendall tau; *** $P < 0.001$, ** $P < 0.01$, * $P < 0.05$.

($P < 0.05$) over the same period from 410 m³/s in 1977–1986 to 305 m³/s in 1999–2008, i.e. a decrease of 25% (Table 1; Fig. 2b).

Trend analysis on monthly data showed that water temperatures in May, June and August all increased significantly (Table 1), and were mainly responsible for the overall observed trend. Likewise, the months of May, June and July were responsible for most of the trend observed for Q (Table 1). All subsequent analyses therefore focused on this “warm period” of May–August of each year (Appendix B).

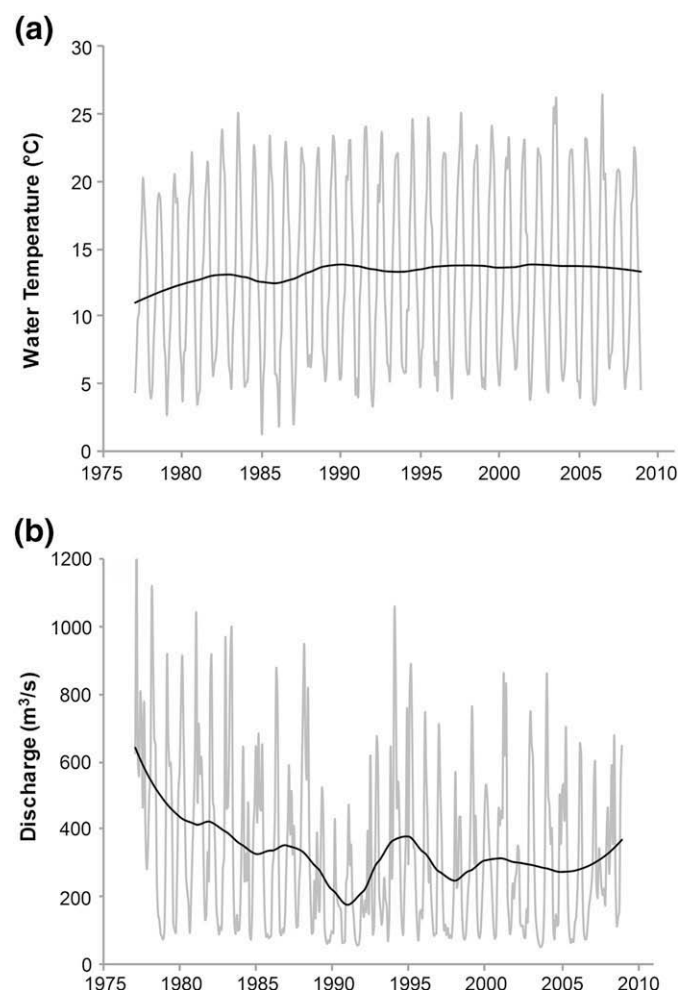


Fig. 2. Complete monthly data between 1977 and 2008 (grey curves) and long-term evolution indicated by LOESS (bold curves) for a) the water temperature and b) the discharge. The LOESS smoothing windows used span 30% of the data.

Table 2
Results of trend test applied to deseasonalized time series in warm period (May–August) for the 12 variables.

	Variable	Trend	τ	P	Signif.
Atmospheric	Ta	/	0.31	<0.001	***
	Ptt	–	–	0.797	o
Hydroclimatic	Tw	/	0.35	<0.001	***
	Q	\	–0.25	0.001	**
Chemical	Cdty	–	–	0.385	o
	O ₂	\	–0.23	0.002	**
	pH	\	–0.24	0.035	*
	SM	\	–0.27	0.004	**
	BOD	\	–0.36	<0.001	***
	NO ₃ [–]	/	0.24	0.014	*
	PO ₄ ^{3–}	\	–0.43	<0.001	***
	Chloro	\	–0.30	0.012	*

τ = Kendall tau; *** P <0.001, ** P <0.01, * P <0.05, o P >0.05.

3.2. Warm period trends

Trends in water temperature and discharge were stronger in the May–August warm period than in the overall time series (higher absolute τ -coefficient values and significance levels; Table 2). Between the first ten years and the last ten, these results correspond to a rise of 2 °C in mean water temperature (from 19.1 °C to 21.1 °C) and a 40% fall in mean discharge from 322 to 192 m³/s.

Among atmospheric variables, only air temperature changed significantly (P <0.001; Table 2), increasing during the warm period by about 1.6 °C between the first and last decades (from 15.9 °C to 17.5 °C, respectively).

Among chemical variables (Table 2), O₂, pH and SM declined slightly but significantly through time, with dissolved oxygen concentration decreasing by about 0.8 mg/L from 1977–1986 to 1999–2008 (from 11.0 to 10.2 mg/L), pH by 0.3 (from 8.7 to 8.4) and suspended matter by 2.3 mg/L (from 29.1 to 26.8 mg/L). Likewise, biochemical oxygen demand fell (P <0.001) by 2.7 mg/L from 1988–1997 to 1999–2008 (from 5.7 to 3.0 mg/L). Against the expectation of eutrophication, however, PO₄^{3–} and Chloro fell significantly (P <0.001 and P <0.05, respectively; Fig. 3) respectively by two-thirds (from 0.15 to 0.05 mg/L) and more than 30 µg/L (from 88.6 to 56.0 µg/L) between the first decade (1977–1986) and the last (1999–2008). In contrast, NO₃[–] increased (P <0.05) by about 1.5 mg/L (from 3.6 to 5.1 mg/L). Conductivity showed no significant trend (P >0.05), with values fluctuating around 256 ± 27 µS/cm.

3.3. Effect of atmospheric conditions on Tw and Q

In GLM, air temperature accounted for more than 80% of the deviance in water temperature (Table 3; Fig. 4a) and, on the AIC criterion, the best model did not include Ptt. While precipitation was the strongest explanatory variable for deviance in flow (18%; Table 3), Ta accounted for only 4%, and the best model based on atmospheric predictors explained only 22% of the overall deviance compared to 80% for Tw.

3.4. Effect of Tw and Q on river chemistry

In GLM, discharge (Q) was an explanatory variable in all significant models for river chemistry (Table 4) explaining between 9% (BOD) and 32% (pH) of deviance in chemical variables. Tw had significant effects in the models for NO₃[–], PO₄^{3–} and Chloro (Table 4), but in all cases accounted for less than 9% of the deviance (cf 11–23% for Q). In combination, Tw and Q explained, at best, just over a third of the deviance in any water quality variable (PO₄^{3–}; P <0.001). Neither had any effect on SM (P >0.05; Table 4). On average, the best models

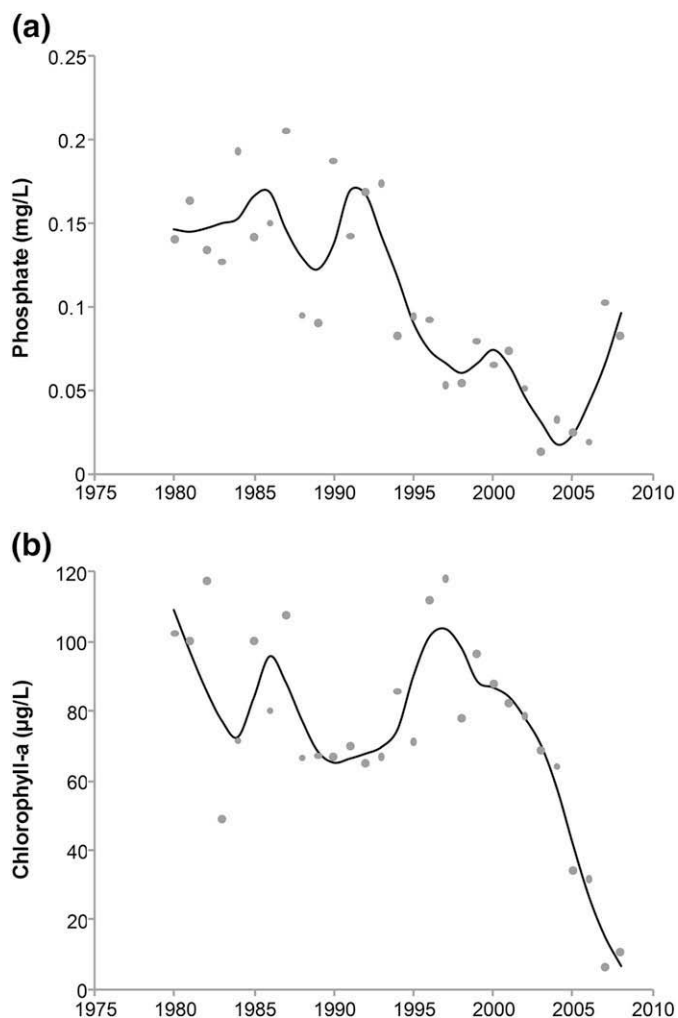


Fig. 3. Annual data in warm period between 1980 and 2008 (grey dots) and long-term evolution indicated by LOESS (bold curves) for a) the phosphate concentration and b) the chlorophyll-a concentration. The LOESS smoothing windows used span 30% of the data.

significantly explained only 20% (±9) of initial deviance in chemical variables (Table 4).

4. Discussion

These data from the Middle Loire partially support our first hypothesis that warming has occurred over recent decades in the Loire River, and that a large proportion of this trend can be explained by atmospheric warming (Fig. 2a). This result is in agreement with Moatar and Gailhard (2006) for the same river over the period 1976–2003 while the extent of overall warming (c. 1.2 °C over 3 decades) is consistent with other large European rivers (e.g. 1.4 °C to 1.7 °C rise over the 20th century on the Danube and tributaries; Webb and Nobilis, 2007). Moreover, these analyses indicate a major contribution to

Table 3

Results of GLM performed on Tw and Q: Null = null deviance, %Ta = percentage of deviance explained by Ta, %Ptt = percentage of deviance explained by Ptt, Residual = residual deviance, % explained = total percentage of deviance explained by the model, F = Fisher F and P = P-value.

Variable	Deviance					Statistics	
	Null	%Ta	%Ptt	Residual	% explained	F	P
Tw	8.64	80.1	–	1.72	80.1	254.256	<0.001
Q	60.70	4.0	18.0	47.35	22.0	11.749	<0.001

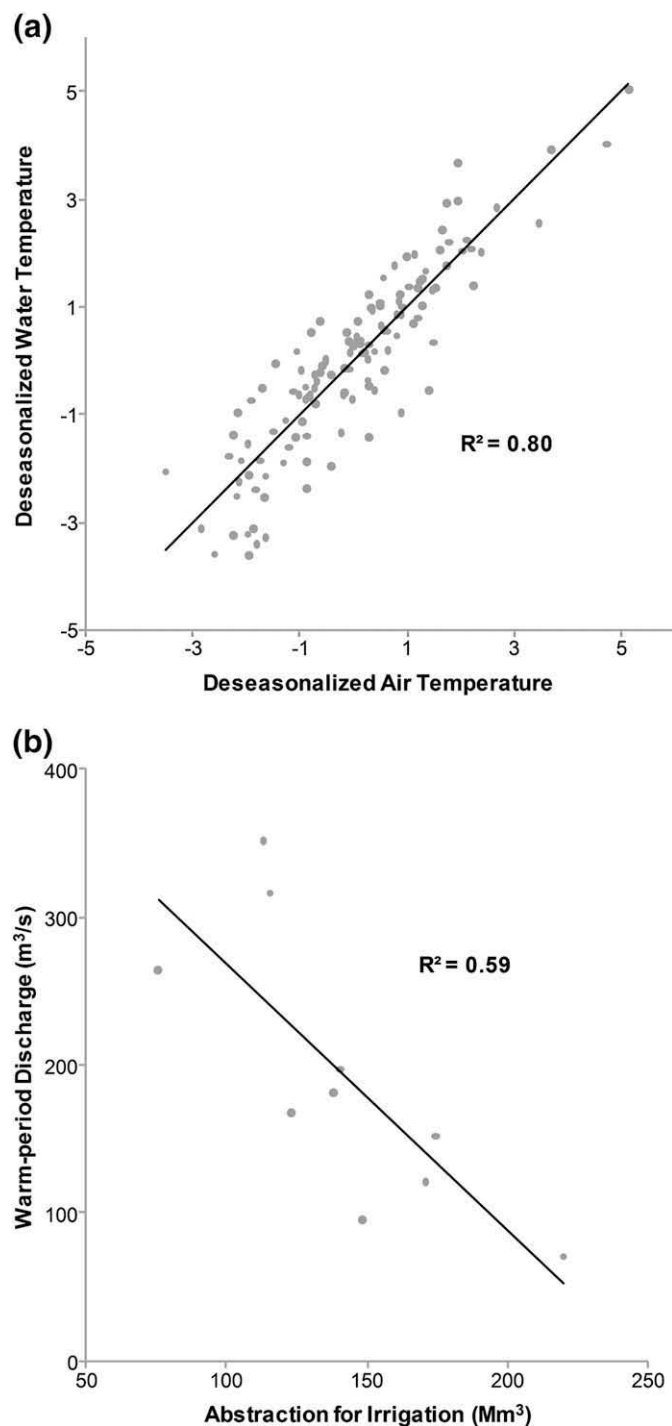


Fig. 4. Main factors identified as responsible for the hydroclimatic evolution of the Middle Loire River. a) Relationship between water temperature and air temperature over the 1977–2008 period (deseasonalized series in warm period). b) Relationship between mean annual discharge in warm period and annual abstraction for irrigation (data from the *Loire-Bretagne Basin Water Authority*) over the 1999–2008 period. Links between variables are shown by the black lines and associated R^2 coefficients derived from simple linear regressions.

warming from the hottest period of the annual cycle, with the mean temperature in the Middle Loire for May–August rising by about 2.0 °C over 32 years.

As with water temperature, discharge exhibited stronger changes during the warmest months, falling through time and, again, these trends are consistent with the Danube (Webb and Nobilis, 2007; Pekarova et al., 2008) or the Rhône (Souchon et al., 2011). In this

Table 4

Results of GLM performed on chemical variables: Null = null deviance, %Tw = percentage of deviance explained by Tw, %Q = percentage of deviance explained by Q, Residual = residual deviance, % explained = total percentage of deviance explained by the model, F = Fisher F and P = P -value.

Variable	Deviance					Statistics	
	Null	%Tw	%Q	Residual	% explained	F	P
Cdty	67.46	–	17.5	55.64	17.5	11.256	<0.001
O ₂	131.24	–	13.5	113.53	13.5	8.266	0.001
pH	64.70	–	32.3	43.79	32.3	25.299	<0.001
SM	72.01	–	4.5	68.78	4.5	2.302	0.105
BOD	87.95	–	9.0	80.00	9.0	3.976	0.023
NO ₃ [–]	24.28	4.0	13.2	20.10	17.2	7.679	<0.001
PO ₄ ^{3–}	45.43	9.0	23.4	30.70	32.4	17.744	<0.001
Chloro	77.08	3.5	10.9	65.96	14.4	6.233	<0.001

case, however, trends in precipitation explained only part of the discharge trend so that our first hypothesis is supported only partially. For water quality, climatically-mediated characteristics of the Loire had only minor effects on river chemistry, and some trends were contrary to the expectations of climate-change implying that local factors within the catchment must have been more important. Our second hypothesis is therefore falsified. We expand on these findings below.

Atmospheric trends over the Loire catchment have been consistent with the predictions of global warming (IPCC, 2007). In the Middle Loire, May–August air temperatures have increased by about 1.6 °C between 1977–1986 and 1999–2008. Moreover, the strong relation between T_a and T_w (Fig. 4a) confirmed the well-known link between air temperature and river water temperature (Webb et al., 2003, 2008; Caissie, 2006). Solar radiation heats both air and water through similar processes, but long-term warming trends in rivers are also likely to reflect heat transfers and thermal balance at the air/water interface. In the Middle Loire, these processes in total appear to account for more than 80% of the rise in temperature over the study period. Surprisingly, however, results showed that the river is warmer than the atmosphere (both in absolute and trend values), when the latter is supposed to contribute to the warming of the former. These unusual data may be simply due to the measurement frequency, with daily averages calculated from hourly values. Intra-day variations in air temperature are greater owing to a weaker specific heat capacity and nocturnal values, thus tending to downweight mean values more strongly for the atmosphere. It could be argued that water temperatures are affected by radiant heating, groundwater exchange and evaporative cooling as well as heat exchange with the atmosphere, so that a mechanistic approach using heat budgets is required to assess trends in more detail.

In contrast to river temperature, atmospheric warming was only weakly implicated in the long-term decrease in the river discharge, with less than 5% of hydrological patterns directly accounted for by rising temperature. Evaporation could be involved, and might even be underestimated by predictions using air temperature alone. Unfortunately, detailed data about evapo-transpiration processes were not available at the spatial and temporal scales investigated. Whereas precipitation was the main variable explaining river discharge in the GLM model (around 18%), precipitation showed no significant trend over the 32-year period, so that any relationship between air temperature, discharge and precipitation appeared to reflect inter-annual fluctuations rather than continuous long-term trend. This could explain why the trend for discharge was relatively weak and highly dependent on the period under consideration, in contrast to the gradual and constant evolution observed for water temperature. More in-depth assessment of temporal variations in hydrologic regime, based on specific measures, might disclose any

significant trends for extreme events (floods or droughts), as suggested by several studies (Arnell, 1999; Middelkoop et al., 2001; Eckhardt and Ulbrich, 2003; Whitehead et al., 2009), but such assessments were outside our scope.

In the absence of large climate-change effects on flow, the next likely candidate for the cause of progressively declining discharge is local, human management of water flow through the Loire basin. Annual data on abstraction for irrigation purposes show a strong correlation with mean warm period discharge (c. 60%; Fig. 4b). Although these annual data were available only for a limited period (since 1999), they give an indication of the potential impact of human activities on the Loire's discharge pattern. According to the *Loire-Bretagne Basin Water Authority*, abstraction for irrigation represents a mean annual withdrawal of about 142 million m³ during the last decade (1999–2008).

As with large European rivers, global climate changes are bound to be expressed in the Middle Loire alongside other anthropogenic alterations across the basin as a whole – notably land use change and water abstraction. The resulting effects on the Loire are likely to be through complex but predictable interactions. First, summer precipitation is forecast to fall strongly in Europe under the influence of global warming (Arnell, 1999; Eckhardt and Ulbrich, 2003), and water temperature is expected to continue to rise with the highest averages and maxima in summer. Second, these are exactly the same periods in which almost all water abstraction for irrigation takes place (about 98% of total annual volume, according to the *Loire-Bretagne Basin Water Authority*), further amplifying the phenomenon. Nonetheless, the volume abstracted during the warm period never exceeded 10% (in 2003) of the total water volume flowing in the Loire over the same period. Thus, while abstraction could contribute, on its own it is insufficient to be the main cause of discharge reduction in the Loire River observed here. Given that no trend was detected in precipitation, increased evaporation and/or transpiration in the Loire Basin remains the most plausible explanation for the majority of the long-term decline in discharge. Therefore, global and local factors affecting hydrological trends now require more detailed investigation, scenario-setting and modelling to guide future planning for adaptation.

In addition to affecting discharge, local reach- or catchment-scale processes have large potential to affect water quality either directly or through interaction with climate change. In the Middle Loire, phosphate and chlorophyll levels have declined over time, with the former falling almost continuously between 1980 and 2008, from about 0.15 mg/L to values oscillating around 0.05 mg/L during the last 10 years (Fig. 3a). Mean chlorophyll concentrations fluctuated at 60–120 µg/L until the mid-1990s and then fell strongly to <10 µg/L during the last years of the series (Fig. 3b). BOD also declined progressively from 1987. Not only are these trends contrary to expectations from global warming, they also run contrary to expectations from the observed locally reduced discharge and increased temperature. In particular, discharge reduction should have been sustained by greater groundwater exports discharged to the river, which exhibit high loads of dissolved solutes (Bouraoui and Grizzetti, 2008). Likewise, reduced flow and warmed waters were expected to promote physical habitat conditions and metabolic rates for phytoplankton organisms (Picard and Lair, 2005). Hydroclimatic variables, therefore, explained only a small proportion of deviance in river chemistry.

As a result, local water quality management is strongly implicated in these observed trends. Key points are the increasing number and improved performance of wastewater treatment plants (as a consequence of the Urban Wastewater Treatment Directive of 1991, 91/271/EEC) and the ban on phosphorus in washing powders (driven by a French Convention of 1989 and more recently the National Decree no. 2007-491 of the 29th March, 2007) that have helped to reduce phosphorus input into river water. For example, the number of households connected to the water-treatment network in the Loire basin increased

between 1980 and 2008 from about 900,000 to 4,200,000 population equivalents, according to the *Eaux Résiduaires Urbaines 2009* database, and this has accounted for more than 80% of the fall in mean annual phosphate concentration (Fig. 5a), in agreement with the recommendations made by Mainstone and Parr (2002). Reduced phosphorus concentrations would then be expected to limit phytoplankton development during the warm period. The limitation is apparently sufficient in this case to reduce chlorophyll-a concentration by 35% over three decades with clear benefits to reduced organic load, when eutrophication is

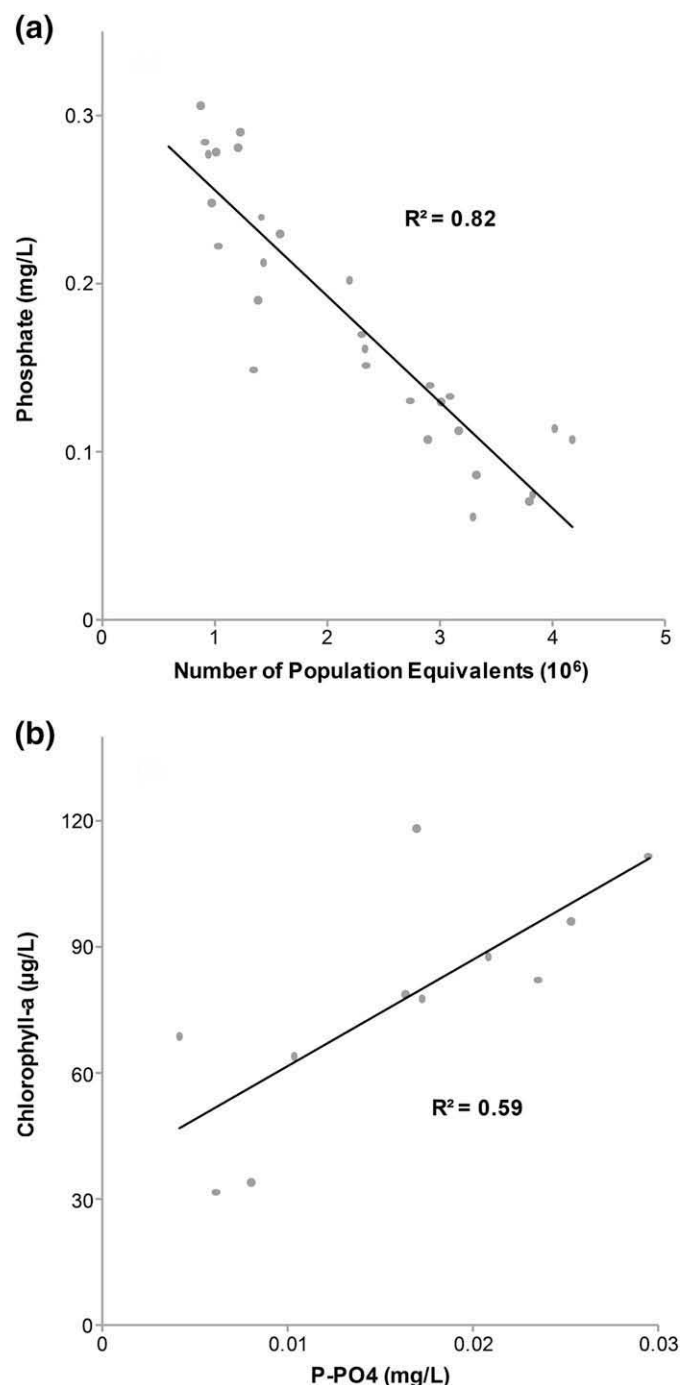


Fig. 5. Main factors identified as responsible for the water quality evolution of the Middle Loire River. a) Relationship between mean annual phosphate concentration and number of population equivalents connected to the sewerage network (data from the *Eaux Résiduaires Urbaines 2009* database) over the 1980–2008 period. b) Relationship in warm period between mean annual chlorophyll-a concentration and mean annual P-PO₄ concentration over the 1996–2006 period. Links between variables are shown by the black lines and associated R^2 coefficients derived from simple linear regressions.

Year	Ta (°C)			Ptt (mm/day)			Tw (°C)			Q (m³/s)			Cdty (µS/cm)			O₂ (mg/L)			pH			SM (mg/L)			BOD (mg/L)			NO₃⁻ (mg/L)			PO₄³⁻ (mg/L)			Chloro (µg/L)		
	Mean	SD	n	Mean	SD	n	Mean	SD	n	Mean	SD	n	Mean	SD	n	Mean	SD	n	Mean	SD	n	Mean	SD	n	Mean	SD	n	Mean	SD	n	Mean	SD	n			
1977	9.8	4.8	12	2.7	1.0	12	12.1	5.4	12	612	254	12	-	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	
1978	9.4	5.5	12	2.0	1.1	12	11.6	5.5	12	403	370	12	-	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	
1979	9.7	6.0	12	2.5	1.0	12	12.1	6.1	12	438	256	12	-	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	
1980	9.1	6.0	12	1.9	0.7	12	12.2	6.6	12	436	266	12	230	39	10	11.2	1.0	10	8.3	0.5	10	-	-	0	4.3	2.8	6	0.31	0.17	6	55.0	58.0	11			
1981	9.8	6.0	12	2.4	1.5	12	12.6	6.2	12	491	279	12	217	71	12	10.5	1.0	11	8.1	0.2	12	-	-	0	7.9	2.4	12	0.28	0.11	11	60.4	52.8	10			
1982	10.8	6.0	12	2.3	1.1	12	14.0	6.6	12	363	304	12	342	37	12	10.3	1.0	12	8.5	0.6	12	-	-	0	5.3	4.0	12	0.28	0.13	12	61.5	56.5	12			
1983	10.4	6.8	12	2.1	1.2	12	13.0	7.2	12	386	323	12	294	48	12	11.1	1.4	12	8.1	0.3	12	-	-	0	6.3	3.1	11	0.25	0.14	11	41.4	48.4	9			
1984	9.6	6.0	12	2.3	1.3	12	12.8	6.2	12	352	194	12	-	-	0	-	0	28.9	9.6	12	-	-	0	6.4	3.7	12	0.28	0.10	11	36.6	31.2	12				
1985	9.5	7.1	12	1.8	0.9	12	12.4	7.3	12	295	234	12	297	43	12	11.4	0.7	12	8.5	0.5	12	25.7	11.4	12	-	0	6.8	4.1	12	0.22	0.14	12	67.8	64.7	12	
1986	9.9	6.7	12	2.2	1.0	12	12.6	7.2	12	320	266	12	260	38	12	11.4	1.3	12	8.4	0.6	12	32.2	13.1	12	-	0	8.4	5.3	12	0.28	0.14	12	60.1	47.5	12	
1987	9.9	6.8	12	2.2	1.0	12	12.9	7.1	12	347	157	12	243	19	12	10.5	1.1	12	8.3	0.5	12	41.5	11.6	12	2.6	0.7	3	7.8	4.3	12	0.29	0.11	12	60.9	59.6	12
1988	10.4	5.7	12	2.5	1.1	12	13.4	6.2	12	438	301	12	246	32	12	10.5	1.4	12	8.0	0.5	12	41.9	13.5	12	3.8	2.3	12	3.8	2.5	12	0.15	0.07	12	45.6	54.5	12
1989	10.9	6.0	12	1.7	0.9	12	13.8	6.9	12	185	159	12	276	28	12	12.4	1.1	12	8.4	0.6	12	33.5	12.6	12	4.6	3.2	11	4.4	3.8	12	0.19	0.13	12	66.8	48.4	11
1990	10.9	6.3	12	2.0	1.0	12	14.3																													

Appendix B. Annual statistics for the 12 time series during the warm period (May–August). See Section 2.1 for abbreviations. \bar{x} = synthesis for the entire period (1977–2008), SD = standard deviation, n = number of observations

Year	Ta (°C)			Ptt (mm/day)			Tw (°C)			Q (m ³ /s)			Cddy (µS/cm)			O ₂ (mg/L)			pH			SM (mg/L)			BOD (mg/L)			NO ₃ ⁻ (mg/L)			PO ₄ ³⁻ (mg/L)			Chloro (µg/L)			
	Mean	SD	n	Mean	SD	n	Mean	SD	n	Mean	SD	n	Mean	SD	n	Mean	SD	n	Mean	SD	n	Mean	SD	n	Mean	SD	n	Mean	SD	n	Mean	SD	n				
1977	14.6	2.5	4	3.4	0.7	4	17.5	2.5	4	693	156	4	-	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0			
1978	15.0	2.8	4	1.8	0.9	4	17.4	2.6	4	297	240	4	-	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0			
1979	15.9	2.8	4	2.0	0.9	4	18.1	2.7	4	315	244	4	-	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0			
1980	14.9	3.2	4	2.1	0.9	4	18.9	2.7	4	187	73	4	260	8	4	12.0	0.8	4	8.8	0.1	4	-	-	-	0	-	-	0	1.7	1.1	2	0.14	0.00	2	102.3	50.4	4
1981	15.6	2.9	4	2.5	1.4	4	18.6	2.9	4	383	220	4	215	42	4	10.0	1.4	4	8.2	0.2	4	-	-	-	0	-	-	0	5.4	2.2	4	0.16	0.08	4	100.2	47.9	4
1982	17.1	3.1	4	2.2	0.6	4	21.2	2.7	4	121	33	4	356	35	4	11.0	1.1	4	9.1	0.3	4	-	-	-	0	-	-	0	1.3	1.3	4	0.13	0.05	4	117.3	26.4	4
1983	17.2	4.8	4	2.5	1.4	4	20.3	4.9	4	391	419	4	268	22	4	11.7	1.8	4	8.3	0.5	4	-	-	-	0	-	-	0	3.8	2.3	4	0.13	0.10	4	48.8	62.0	2
1984	15.5	4.3	4	2.1	1.5	4	19.4	3.5	4	224	186	4	-	-	-	0	-	-	0	-	-	0	30.2	3.6	4	-	0	3.0	2.3	4	0.19	0.12	4	71.5	19.4	4	
1985	15.9	3.7	4	2.2	1.1	4	19.3	3.9	4	295	256	4	275	15	4	11.4	0.2	4	8.8	0.4	4	27.9	14.4	4	-	-	0	4.9	3.5	4	0.14	0.08	4	100.2	56.1	4	
1986	16.8	2.2	4	1.5	0.8	4	20.2	3.1	4	319	330	4	239	23	4	10.1	1.3	4	8.9	0.6	4	29.1	14.6	4	-	-	0	5.2	4.2	4	0.15	0.12	4	80.0	49.3	4	
1987	15.7	3.8	4	2.5	1.0	4	19.4	3.3	4	266	130	4	230	11	4	10.5	1.3	4	8.8	0.4	4	46.3	8.5	4	-	-	0	3.9	2.2	4	0.21	0.09	4	107.4	37.2	4	
1988	16.4	2.5	4	2.8	1.2	4	20.0	2.8	4	369	321	4	234	32	4	10.8	1.7	4	8.3	0.5	4	46.8	1.0	4	4.5	3.0	4	1.5	0.9	4	0.09	0.04	4	66.4	57.0	4	
1989	17.6	2.3	4	1.3	0.3	4	21.4	2.1	4	174	183	4	265	15	4	13.6	0.4	4	8.9	0.3	4	41.9	5.5	4	5.1	3.5	3	1.5	1.1	4	0.09	0.04	4	67.2	18.0	4	
1990	17.6	2.6	4	2.0	1.1	4	21.6	1.6	4	139	52	4	234	15	4	10.5	0.2	4	9.1	0.1	4	31.7	3.0	4	4.7	1.0	4	2.4	1.2	4	0.19	0.06	4	66.6	10.1	4	
1991	16.8	4.6	4	1.4	0.8	4	20.8	3.9	4	85	39	4	254	9	4	11.3	0.7	4	9.0	0.3	4	31.3	8.9	4	6.1	1.7	3	1.7	2.1	4	0.14	0.05	4	70.0	37.5	4	
1992	17.0	2.7	4	2.9	1.0	4	20.9	2.2	4	290	236	4	225	28	4	9.7	1.6	4	8.7	0.7	4	34.3	12.2	4	4.7	1.7	4	3.2	2.6	4	0.17	0.14	4	65.0	24.0	4	
1993	16.7	2.3	4	2.6	0.7	4	20.8	2.1	4	171	78	4	225	18	4	10.3	0.9	4	8.7	0.5	4	27.5	6.9	4	5.3	1.9	4	3.3	2.1	4	0.17	0.13	4	66.9	26.2	4	
1994	17.9	3.4	4	2.1	0.7	4	20.8	3.5	4	210	152	4	247	24	4	11.4	1.1	4	8.8	0.5	4	35.7	10.2	4	5.9	2.6	4	4.8	3.5	4	0.08	0.05	4	85.5	40.1	4	
1995	17.1	3.5	4	1.7	0.6	4	21.1	3.5	4	179	120	4	259	6	4	12.3	0.8	4	8.9	0.4	4	29.9	16.1	4	5.6	2.6	4	4.0	3.7	4	0.09	0.05	4	71.1	32.9	4	
1996	16.3	2.7	4	2.0	1.1	4	20.3	3.0	4	181	99	4	245	6	4	10.4	0.7	4	8.6	0.6	4	38.2	3.2	4	6.7	2.3	4	3.0	3.0	4	0.09	0.06	4	111.7	46.6	4	
1997	17.1	2.8	4	2.6	0.8	4	21.8	2.7	4	96	18	4	270	14	4	9.9	1.2	4	8.8	0.1	4	46.7	17.2	4	8.7	1.2	4	1.3	1.0	4	0.05	0.01	4	118.1	15.6	4	
1998	17.3	2.3	4	1.6	0.4	4	20.8	2.3	4	197	167	4	259	34	4	9.6	1.3	4	8.9	0.2	4	28.2	18.9	4	4.8	2.1	4	3.9	3.1	4	0.05	0.01	4	77.8	14.4	4	
1999	17.4	2.1	4	2.4	0.6	4	21.4	2.7	4	197	168	4	247	13	4	10.9	1.0	4	8.7	0.5	4	33.4	6.4	4	1.9	1.1	4	3.5	3.2	4	0.08	0.04	4	96.2	50.1	4	
2000	17.2	2.0	4	2.2	0.8	4	21.2	1.7	4	168	95	4	242	9	4	9.8	1.3	4	8.7	0.3	4	30.4	7.7	4	3.8	1.6	4	4.2	1.9	4	0.07	0.02	4	87.7	25.9	4	
2001	17.4	2.3	4	2.4	0.5	4	20.5	3.1	4	316	342	4	252	29	4	10.4	1.2	4	8.4	0.6	4	36.8	10.9	4	6.1	3.3	4	6.6	1.6	4	0.07	0.05	4	82.1	53.3	4	
2002	16.6	2.8	4	2.5	0.4	4	20.9	2.3	4	96	19	4	-	-	-	0	-	-	0	-	-	0	29.8	4.3	4	3.1	0.2	4	3.9	2.1	4	0.05	0.00	4	78.6	9.7	4
2003	20.0	3.9	4	1.6	0.2	4	23.5	3.5	4	71	24	4	273	13	4	11.1	1.4	4	8.7	0.2	4	32.3	4.6	4	3.7	0.7	4	2.5	2.5	4	0.01	0.00	4	68.6	12.1	4	
2004	17.1	3.0	4	2.0	1.4	4	20.7	2.9	4	181	148	4	277	24	4	10.7	0.7	4	8.3	0.2	4	30.8	20.9	4	2.9	0.4	4	5.8	1.9	4	0.03	0.03	4	64.1	14.0	4	
2005	17.7	2.5	4	1.6	0.3	4	21.3	2.7	4	152	124	4	280	14	4	9.9	0.6	4	8.4	0.3	4	18.7	1.6	4	3.1	0.3	4	5.3	2.4	4	0.03	0.02	4	34.0	6.1	4	
2006	17.9	3.9	4	2.1	0.6	4	21.5	4.0	4	121	79	4	272	11	4	10.9	1.2	4	8.5	0.3	4	26.3	9.8	4	2.4	0.7	4	4.3	2.8	4	0.02	0.02	4	31.6	9.3	4	
2007	16.5	1.8	4	3.1	0.4	4	20.2	1.0	4	265	66	4	248	21	4	8.6	0.3	4	7.6	0.3	4	18.8	4.8	4	1.5	0.8	4	7.1	0.3	4	0.10	0.07	4	6.6	4.2	4	
2008	16.9	1.9	4	2.7	0.8	4	20.3	2.1	4	352	239	4	260	39	4	9.6	0.4	4	7.9	0.3	4	10.8	6.9	4	2.0	0.0	4	7.4	1.2	4	0.08	0.07	4	10.8	9.5	4	
Σ	16.8	2.8	128	2.2	0.9	128	20.4	2.8	128	234	205	128	256	33	108	10.7	1.4	108	8.6	0.5	108	31.7	12.3	100	4.4	2.4	82	3.8	2.7	114	0.10	0.08	114	74.7	40.6	114	

recognised as the main effect of pollution in continental waters at the present time (Mainstone and Parr, 2002; Hilton et al., 2006). Recently, in the UK, Bowes et al. (2011) described similar water quality responses following a reduction in phosphorus input from wastewater treatment plants. Interestingly, changes in chlorophyll-*a* during the mid-1990s coincided with a fall in mean P-PO₄ concentrations during May–August below 30 µg/L, which several studies (e.g. Westlake, 1981; Dodds et al., 2002) report as a threshold below which phosphorus levels begin to limit algal biomass development in freshwaters. This is confirmed by the <30 µg/L P-PO₄ concentrations during 1996–2006 explaining around 60% of the reduction in phytoplankton during the warm period (Fig. 5b). The years 2007 and 2008 were hydrologically exceptional across large areas of Western Europe, with elevated flow rate then constituting the main limiting factor on algal production in large rivers like the Loire (P. Gosse, pers. comm.).

A possible further explanation for altered chlorophyll concentrations in the Loire may be the pressure of biological grazing. The bivalve *Corbicula* sp. has colonised all of the large hydrographic basins of France in just 20 years (Mouthon, 2000; Brancotte and Vincent, 2002) and since the early 2000s has been found in the Middle Loire under increasingly favourable flow and temperature conditions. Previous works show that the filtration rate in this bivalve (around 25 ml/g/h) can significantly reduce algal density (Cohen et al., 1984; Hwang et al., 2004). Alongside local catchment changes, the effects of such invasive non-native species are a further complication in understanding climate-change effects on rivers.

In contrast to phosphate, nitrate concentrations have increased in the Loire, but links with the above quality changes are highly likely through reduced algal production and N incorporation into algal biomass (Schneider and Melzer, 2003; Jarvie et al., 2006; Johnson et al., 2009). Given that nitrate inputs are described as rising on the Loire catchment (Bourauoi and Grizzetti, 2011), the balance between greater input and weaker consumption may account for the significant increase in nitrate concentrations, notably as of the 1990s, only weakly if at all related to the evolution of hydroclimatic variables. Moreover, the reduction in photosynthetic activity associated with the reduction in phytoplankton seems to affect dissolved gas levels: the dissolved oxygen concentration shows a significant downward trend and pH tends towards slightly greater acidity, probably due to increasing CO₂ levels (Neal et al., 1998; Bowes et al., 2011). Finally, reduced oxygen solubility as a result of higher water temperatures could be a further explanation for lower O₂ concentrations.

5. Conclusion

In total, these data illustrate how the Middle Loire basin has undergone progressive atmospheric warming over recent decades with the direct consequences for increasing water temperature, especially during summer. In contrast, trends in summer precipitation have been weak and insufficient to be implicated in the observed decrease in discharge in the Loire, even though evapo-transpiration effects might have been underestimated. Instead, these changes are partially explained by abstraction for irrigation over the basin, which occurs mainly during this period of the year.

Despite some evidence of global climate change effects similar to those in other large European river basins, organic load (i.e. nutrients and phytoplankton) in the Loire have apparently ameliorated. Improved wastewater treatment appears to have reduced phosphate concentrations in the Loire, limiting phytoplankton development and mediating trends in other chemical variables. One implication is that phosphorus reduction policies might have helped offset potentially negative effects of climate change on water quality.

Whatever their origin, an important need is to assess the ecological consequences of climatic and water quality trends. To extend

understanding of trends in the Loire, ecological dimensions must be taken into account so as best to guide and adapt management and restoration policy. We expect that the current assessment of physico-chemical trends can now form a basis for analysing the mechanisms involved in any local biological response to changes in water temperature, discharge and water quality. More significantly, however, these data reveal some of the complexities and difficulties in clearly identifying climate-change effects on the physico-chemical character and ecology of large rivers where complex interactions are likely between global and local sources of change.

Acknowledgments

This work is part of a partnership research program in hydrobiology and temperature between EDF R&D and Irstea. Data were provided by the monitoring program carried out in the vicinity of EDF nuclear power plants, the Loire-Bretagne Basin Water Authority, the Eaux Résiduaire Urbaines 2009 database and Météo-France. The authors are very grateful to Leah Bêche and Philippe Gosse for their expert reading and their precious comments. They also thank the editor and an anonymous reviewer for their helpful comments on the manuscript.

References

- Andersen HE, Kronvang B, Larsen SE, Hoffmann CC, Jensen TS, Rasmussen EK. Climate-change impacts on hydrology and nutrients in a Danish lowland river basin. *Sci Total Environ* 2006;365:223–37.
- Arnell NW. The effect of climate change on hydrological regimes in Europe: a continental perspective. *Glob Environ Change* 1999;9:5–23.
- Barlocher F, Seena S, Wilson KP, Williams DD. Raised water temperature lowers diversity of hyporheic aquatic hyphomycetes. *Freshwat Biol* 2008;53:368–79.
- Bontron G, Menez G, Duband D, Gautier JN. Gradex method application to large watersheds: the case of the Loire river at Bec d'Allier (32,000 km²). *Houille Blanche Rev Int* 1999;54:29–36.
- Bourauoi F, Grizzetti B. An integrated modelling framework to estimate the fate of nutrients: application to the Loire (France). *Ecol Model* 2008;212:450–9.
- Bourauoi F, Grizzetti B. Long term change of nutrient concentrations of rivers discharging in European seas. *Sci Total Environ* 2011;409:4899–916.
- Bowes MJ, Smith JT, Neal C, Leach DV, Scarlett PM, Wickham HD, et al. Changes in water quality of the River Frome (UK) from 1965 to 2009: is phosphorus mitigation finally working? *Sci Total Environ* 2011;409:3418–30.
- Brancotte V, Vincent T. The invasion of French hydrographic system by the molluscs *Corbicula* spp details of settlement and main role of ship canals. *Bull Fr Pêche Piscic* 2002;325–37.
- Brown LE, Hannah DM, Milner AM. Vulnerability of alpine stream biodiversity to shrinking glaciers and snowpacks. *Glob Change Biol* 2007;13:958–66.
- Caissie D. The thermal regime of rivers: a review. *Freshwat Biol* 2006;51:1389–406.
- Chessman BC. Climatic changes and 13-year trends in stream macroinvertebrate assemblages in New South Wales, Australia. *Glob Change Biol* 2009;15:2791–802.
- Cohen RRH, Dresler PV, Phillips EJP, Cory RL. The effect of the Asiatic clam, *Corbicula fluminea*, on phytoplankton of the Potomac River, Maryland. *Limnol Oceanogr* 1984;29:170–80.
- Daufresne M, Roger MC, Capra H, Lamouroux N. Long-term changes within the invertebrate and fish communities of the Upper Rhone River: effects of climatic factors. *Glob Change Biol* 2004;10:124–40.
- Daufresne M, Bady P, Fruget JF. Impacts of global changes and extreme hydroclimatic events on macroinvertebrate community structures in the French Rhone River. *Oecologia* 2007;151:544–59.
- Dewson ZS, James ABW, Death RG. A review of the consequences of decreased flow for instream habitat and macroinvertebrates. *J N Am Benthol Soc* 2007;26:401–15.
- Dodds WK, Smith VH, Lohman K. Nitrogen and phosphorus relationships to benthic algal biomass in temperate streams. *Can J Fish Aquat Sci* 2002;59:865–74.
- Durance I, Ormerod SJ. Trends in water quality and discharge confound long-term warming effects on river macroinvertebrates. *Freshwat Biol* 2009;54:388–405.
- Durance I, Ormerod SJ. Evidence for the role of climate in the local extinction of a cool-water trichopteran. *J N Am Benthol Soc* 2010;29:1367–78.
- Eckhardt K, Ulbrich U. Potential impacts of climate change on groundwater recharge and streamflow in a central European low mountain range. *J Hydrol* 2003;284:244–52.
- EEA. Climate change and water adaptation issues. Denmark: Copenhagen; 2007.
- Fisher RA. The significance of deviations from expectations in a Poisson series. *Biometrics* 1950;6:17–24.
- Gosse P, Gailhard J, Hendrickx F. Analysis of the mid-Loire temperature in summer. *Hydroécol Appl* 2008;16:233–74.
- Grosbois C, Negrel P, Grimaud D, Fouillac C. An overview of dissolved and suspended matter fluxes in the Loire river basin: natural and anthropogenic inputs. *Aquat Geochem* 2001;7:81–105.

- Grubbs FE. Procedures for detecting outlying observations in samples. *Technometrics* 1969;11:1–21.
- Hamed KH, Rao AR. A modified Mann–Kendall trend test for autocorrelated data. *J Hydrol* 1998;204:182–96.
- Hammond D, Pryce A. Climate change impacts and water temperature. Bristol, UK: Environment Agency; 2007. pp. 111.
- Hari RE, Livingstone DM, Siber R, Burkhardt-Holm P, Guttinger H. Consequences of climatic change for water temperature and brown trout populations in Alpine rivers and streams. *Glob Change Biol* 2006;12:10–26.
- Hilton J, O'Hare M, Bowes MJ, Jones JL. How green is my river? A new paradigm of eutrophication in rivers. *Sci Total Environ* 2006;365:66–83.
- Hwang SJ, Kim HS, Shin JK, Oh JM, Kong DS. Grazing effects of a freshwater bivalve (*Corbicula leana* Prime) and large zooplankton on phytoplankton communities in two Korean lakes. *Hydrobiologia* 2004;515:161–79.
- IPCC. Climate change 2007: the physical science basis. Cambridge: Cambridge University Press; 2007.
- Jarvie HP, Neal C, Withers PJA. Sewage-effluent phosphorus: a greater risk to river eutrophication than agricultural phosphorus? *Sci Total Environ* 2006;360:246–53.
- Jennings E, Allot N, Pierson DC, Schneiderman EM, Lenihan D, Samuelsson P, et al. Impacts of climate change on phosphorus loading from a grassland catchment: implications for future management. *Water Res* 2009;43:4316–26.
- Johnson AC, Acreman MC, Dunbar MJ, Feist SW, Giacomello AM, Gozlan RE, et al. The British river of the future: how climate change and human activity might affect two contrasting river ecosystems in England. *Sci Total Environ* 2009;407:4787–98.
- Kaushal SS, Likens GE, Jaworski NA, Pace ML, Sides AM, Seekell D, et al. Rising stream and river temperatures in the United States. *Front Ecol Environ* 2010;8:461–6.
- Lair N. Cross overlook on the Middle Loire river status: potamoplankton and water quality, which lessons to draw from twenty years of studies? *Hydroécol Appl* 2001;13:3–41.
- Lair N, Reyes-Marchant P, Jacquet V. Phytoplankton, ciliate and rotifer development at two stations in the Middle Loire river (France), during a period of low water flow. *Ann Limnol-Int J Limnol* 1998;34:35–48.
- Lake PS. Disturbance, patchiness, and diversity in streams. *J N Am Benthol Soc* 2000;19:573–92.
- Langan SJ, Johnston L, Donaghy MJ, Youngson AF, Hay DW, Soulsby C. Variation in river water temperatures in an upland stream over a 30-year period. *Sci Total Environ* 2001;265:195–207.
- Lecerf A, Risnoveanu G, Popescu C, Gessner MO, Chauvet E. Decomposition of diverse litter mixtures in streams. *Ecology* 2007;88:219–27.
- Limbrick KJ. Baseline nitrate concentration in groundwater of the Chalk in south Dorset, UK. *Sci Total Environ* 2003;314:89–98.
- Mainstone CP, Parr W. Phosphorus in rivers – ecology and management. *Sci Total Environ* 2002;282–283:25–47.
- Massei N, Laignel B, Rosero E, Motelay-Massei A, Deloffre J, Yang ZL, et al. A wavelet approach to the short-term to pluri-decennial variability of streamflow in the Mississippi river basin from 1934 to 1998. *Int J Climatol* 2011;31:31–43.
- Meybeck M, Cauwet G, Dessery S, Somville M, Gouletau D, Billen G. Nutrients (organic C, P, N, Si) in the eutrophic River Loire (France) and its estuary. *Estuar Coast Shelf Sci* 1988;27:595–624.
- Middelkoop H, Daamen K, Gellens D, Grabs W, Kwadijk JCJ, Lang H, et al. Impact of climate change on hydrological regimes and water resources management in the Rhine basin. *Clim Chang* 2001;49:105–28.
- Moatar F, Gailhard J. Water temperature behaviour in the River Loire since 1976 and 1881. *Compt Rendus Geosci* 2006;338:319–28.
- Moatar F, Meybeck M. Compared performances of different algorithms for estimating annual nutrient loads discharged by the eutrophic River Loire. *Hydrol Process* 2005;19:429–44.
- Mouthon J. Distribution of *Corbicula* Megerle von Mühlfeld (*Bivalvia: Corbiculidae*) in France at the beginning of the 21st century. *Hydroécol Appl* 2000;12:135–46.
- Neal C, House WA, Jarvie HP, Eatherall A. The significance of dissolved carbon dioxide in major lowland rivers entering the North Sea. *Sci Total Environ* 1998;210:187–203.
- Nelder JA, Wedderburn RW. Generalized linear models. *J R Stat Soc Ser A* 1972;135:370–84.
- Nijssen B, O'Donnell GM, Hamlet AF, Lettenmaier DP. Hydrologic sensitivity of global rivers to climate change. *Clim Chang* 2001;50:143–75.
- Parmesan C, Yohe G. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 2003;421:37–42.
- Pekarova P, Halmova D, Miklanek P, Onderka M, Pekar J, Skoda P. Is the water temperature of the Danube River at Bratislava, Slovakia, rising? *J Hydrometeorol* 2008;9:1115–22.
- Picard V, Lair N. Spatio-temporal investigations on the planktonic organisms of the Middle Loire (France), during the low water period: biodiversity and community dynamics. *Hydrobiologia* 2005;551:69–86.
- R Development Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing 2010.
- Schneider S, Melzer A. The trophic index of macrophytes (TIM) – a new tool for indicating the trophic state of running waters. *Int Rev Hydrobiol* 2003;88:49–67.
- Souchon Y, Roger MC, Villeneuve B, Piffady J. Rhône amont. CNPE Bugey. Tendances temporelles de l'hydrologie, de la température et des communautés biologiques de macroinvertébrés et de poissons au cours des trente dernières années (1980–2009). Pôle Hydroécologie des cours d'eau Onema-Irstea Lyon MAEP-LHQ, Lyon; 2011. p. 57.
- Vannote RL, Minshall GW, Cummins KW, Sedell JR, Cushing CE. The River Continuum Concept. *Can J Fish Aquat Sci* 1980;37:130–7.
- Vicaud A. Cooling water needs for electrical power plants. *Houille Blanche* 2008;34–40.
- Vidal J-P, Martin E, Franchisteguy L, Baillon M, Soubeyroux J-M. A 50-year high-resolution atmospheric reanalysis over France with the Safran system. *Int J Climatol* 2010;30:1627–44.
- Walther G-R. Community and ecosystem responses to recent climate change. *Phil Trans R Soc B* 2010;365:2019–24.
- Webb BW. Trends in stream and river temperature. *Hydrol Process* 1996;10:205–26.
- Webb BW, Nobilis F. Long-term changes in river temperature and the influence of climatic and hydrological factors. *Hydrol Sci J* 2007;52:74–85.
- Webb BW, Clack PD, Walling DE. Water–air temperature relationships in a Devon river system and the role of flow. *Hydrol Process* 2003;17:3069–84.
- Webb BW, Hannah DM, Moore RD, Brown LE, Nobilis F. Recent advances in stream and river temperature research. *Hydrol Process* 2008;22:902–18.
- Westlake D. Temporal changes in aquatic macrophytes and their environment. In: Hoestlandt H, editor. *Dynamique de Populations et Qualité de l'Eau*. Paris: Gauthier-Villars; 1981. p. 109–38.
- Whitehead PG, Wilby RL, Butterfield D, Wade AJ. Impacts of climate change on in-stream nitrogen in a lowland chalk stream: an appraisal of adaptation strategies. *Sci Total Environ* 2006;365:260–73.
- Whitehead PG, Wilby RL, Battarbee RW, Kernan M, Wade AJ. A review of the potential impacts of climate change on surface water quality. *Hydrol Sci J* 2009;54:101–23.
- Wilby RL, Orr H, Watts G, Battarbee RW, Berry PM, Chadd R, et al. Evidence needed to manage freshwater ecosystems in a changing climate: turning adaptation principles into practice. *Sci Total Environ* 2010;408:4150–64.
- Woodward G, Perkins DM, Brown LE. Climate change and freshwater ecosystems: impacts across multiple levels of organization. *Phil Trans R Soc B* 2010;365:2093–106.
- Xenopoulos MA, Lodge DM, Alcamo J, Marker M, Schulze K, Van Vuuren DP. Scenarios of freshwater fish extinctions from climate change and water withdrawal. *Glob Change Biol* 2005;11:1557–64.
- Yvon-Durocher G, Jones JL, Trimmer M, Woodward G, Montoya JM. Warming alters the metabolic balance of ecosystems. *Phil Trans R Soc B* 2010;365:2117–26.
- Ziegler AD, Maurer EP, Sheffield J, Nijssen B, Wood EF, Lettenmaier DP. Detection time for plausible changes in annual precipitation, evapotranspiration, and streamflow in three Mississippi River sub-basins. *Clim Chang* 2005;72:17–36.
- Zweimüller I, Zessner M, Hein T. Effects of climate change on nitrate loads in a large river: the Austrian Danube as example. *Hydrol Process* 2008;22:1022–36.

Global climate change in large European rivers: long-term effects
on macroinvertebrate communities and potential local
confounding factors

Mathieu Floury, Philippe Usseglio-Polatera, Martial Ferréol,
Cécile Delattre & Yves Souchon

Global Change Biology (2013), **19**, 1085-1099

Global climate change in large European rivers: long-term effects on macroinvertebrate communities and potential local confounding factors

MATHIEU FLOURY*, PHILIPPE USSEGLIO-POLATERA†, MARTIAL FERREOL‡, CECILE DELATTRE* and YVES SOUCHON‡

*Laboratoire National Hydraulique et Environnement, EDF R&D, 6 Quai Watier, BP 49, Chatou 78401, France, †Laboratoire Interactions Ecotoxicité-Biodiversité-Ecosystèmes, CNRS UMR 7146, Université de Lorraine, Campus Bridoux, Rue du Général Delestraint, Metz 57070, France, ‡UR MALY, Milieux Aquatiques, Ecologie et Pollutions, Pôle hydroécologie Onema/Irstea, Irstea, 5 rue de la Doua, CS70077, Villeurbanne, Cedex 69626, France

Abstract

Aquatic species living in running waters are widely acknowledged to be vulnerable to climate-induced, thermal and hydrological fluctuations. Climate changes can interact with other environmental changes to determine structural and functional attributes of communities. Although such complex interactions are most likely to occur in a multiple-stressor context as frequently encountered in large rivers, they have received little attention in such ecosystems. In this study, we aimed at specifically addressing the issue of relative long-term effects of global and local changes on benthic macroinvertebrate communities in multistressed large rivers. We assessed effects of hydroclimatic vs. water quality factors on invertebrate community structure and composition over 30 years (1979–2008) in the Middle Loire River, France. As observed in other large European rivers, water warming over the three decades ($+0.9\text{ }^{\circ}\text{C}$ between 1979–1988 and 1999–2008) and to a lesser extent discharge reduction ($-80\text{ m}^3\text{ s}^{-1}$) were significantly involved in the disappearance or decrease in taxa typical from fast running, cold waters (e.g. Chloroperlidae and Potamanthidae). They explained also a major part of the appearance and increase of taxa typical from slow flowing or standing waters and warmer temperatures, including invasive species (e.g. *Corbicula* sp. and *Atyaephyra desmarestii*). However, this shift towards a generalist and pollution tolerant assemblage was partially confounded by local improvement in water quality (i.e. phosphate input reduction by about two thirds and eutrophication limitation by almost one half), explaining a significant part of the settlement of new pollution-sensitive taxa (e.g. the caddisfly Brachycentridae and Philopotamidae families) during the last years of the study period. The regain in such taxa allowed maintaining a certain level of specialization in the invertebrate community despite climate change effects.

Keywords: benthos, community structure, global change, invasive species, large rivers, long-term trends, multiple stressors, warming, water quality

Received 5 September 2012; revised version received 29 November 2012 and accepted 4 December 2012

Introduction

Evidence for climate change effects on biodiversity at global scale is now unequivocal (e.g. Hughes, 2000; Parmesan & Yohe, 2003; Root *et al.*, 2003; Walther, 2010). Among impaired ecosystems, freshwaters are particularly vulnerable to climate fluctuations, especially running waters (Ricciardi & Rasmussen, 1999; Sala *et al.*, 2000; Heino *et al.*, 2009). Available long-term environmental data have already highlighted significant warming trends in many rivers over a large geographical area [e.g. in Scotland (Langan *et al.*, 2001), France (Daufrèsne *et al.*, 2004), Switzerland (Hari *et al.*, 2006), Austria (Webb & Nobilis, 2007) or England (Durance & Ormerod, 2009)]. These trends have been especially

pronounced over the past three decades (IPCC, 2007). Moreover, retrospective studies and predictive models are currently consistent in (i) revealing increasing seasonality in discharge regime, with more frequent drought and flood events, and (ii) demonstrating frequent decreasing trends in mean annual discharge in some cases (Arnell, 1999; Middelkoop *et al.*, 2001; Nijssen *et al.*, 2001; Eckhardt & Ulbrich, 2003; Andersen *et al.*, 2006; Webb & Nobilis, 2007; Whitehead *et al.*, 2009).

Both thermal and hydrological changes in rivers have deep ecological consequences. Water temperature plays a fundamental role in organism survival, growth, metabolism, phenology and behaviour and in biotic interactions (Durance & Ormerod, 2010; Walther, 2010; Wilby *et al.*, 2010; Woodward *et al.*, 2010). Temperature affects also primary production and litter decomposition thereby modifying river energy budget and fluxes

Correspondence: Mathieu Floury, tel. + 33 1 30 87 79 75, fax + 33 1 30 87 80 86, e-mail: mathieu.floury@edf.fr

along the entire river continuum (Vannote *et al.*, 1980; Barlocher *et al.*, 2008). Discharge variations have also fundamental ecological effects by directly regulating the diversity and abundance of biotic assemblages and habitat conditions for organisms (Lake, 2000; Brown *et al.*, 2007; Dewson *et al.*, 2007).

A growing number of recent studies has focused on the consequences of global climate changes on different freshwater organisms, including plankton (Elliott *et al.*, 2006), invertebrates (Hering *et al.*, 2009) and fish (Buisson *et al.*, 2008). One major issue emerging from this research topic is the critical need for long time series of ecological data (Durance & Ormerod, 2009). A couple of decades ago, Magnuson (1990) underlined the interest to carry on a programme in 'Long-Term Ecological Research' and the necessity of long time series to detect the ecological impacts of phenomena operating at large spatial scales and over long periods (cf. the 'Invisible Present' concept). However, such ecological data sets are still scarce and poorly documented despite their precious usefulness in assessing ecological trends, especially when analysing benthic macroinvertebrate assemblages (Jackson & Füreder, 2006). For instance, several works have evidenced a clear correlation between climate change-induced abiotic variations (e.g. warming, discharge reduction, extreme events) and temporal shifts in invertebrate communities. Consistently, they have exhibited shifts from specialized and stenoeic (i.e. with narrow tolerance ranges to environmental factors) species towards generalist and euryecic (i.e. with broad tolerance ranges) species, especially relating these biological changes to variations in thermal and hydrological habitat conditions (Fruget *et al.*, 2001; Daufresne *et al.*, 2004; Durance & Ormerod, 2007; Haidekker & Hering, 2008; Chessman, 2009).

Changes in community structure and composition have been considered as integrative signals of all the potential ecological responses of biotic assemblages to climate changes (i.e. the results of climate change effects on their physiology, phenology and distribution, *in situ* adaptations; Hughes, 2000). However, under certain circumstances, these signals can be exacerbated, confounded or potentially obscured by other sources of environmental changes (e.g. Parmesan & Yohe, 2003; Daufresne *et al.*, 2007; Durance & Ormerod, 2009). Unfortunately, only few studies have yet been designed explicitly to unravel and quantify the relative effects of multiple stressors on freshwater ecosystems (Ormerod *et al.*, 2010). This lack is probably a direct consequence of the difficulty to cope with simultaneous stressors occurring at various temporal and spatial scales (Heathwaite, 2010; Smol, 2010), interacting in many different paths (Downes, 2010; Fausch *et al.*, 2010; Strayer, 2010) and producing complex ecological responses,

often unexpected and unpredictable (Davis *et al.*, 2010). Lowland river ecosystems are likely to evolve in such context because they (i) directly experience the impacts of numerous global and local stressors (e.g. climate changes, river channelization, dams, water withdrawals, land use, forest clearing, urban and industrial pollution; see Millennium Ecosystem Assessment, 2005), and (ii) are also indirectly impaired by stressors occurring on the upstream reaches of their catchment (e.g. Tockner *et al.*, 2010). As such, large rivers are particularly concerned by the potential impact of multiple stressors whereas this issue has received little attention up to now.

In this study, we aimed at specifically addressing the issue of relative long-term effects of global and local changes on benthic macroinvertebrate communities in multistressed large rivers. The Middle Loire was an ideal candidate river to test several hypotheses as a previous study on this river revealed that (i) water temperature has warmed significantly while discharge has decreased, and (ii) local management has led to water quality improvement by reducing phosphate and chlorophyll-a concentrations, although nitrates have increased (Floury *et al.*, 2012). Facing such hydroclimatic changes, taxa typical from fast flowing and cold waters [i.e. 'rheophilic' and '(cold-)stenothermic' taxa, respectively] were supposed to decline, contrasting with the expected increase in taxa typical from slow flowing or standing waters (i.e. 'limnophilic') and tolerating a broader range of thermal conditions, including warm temperatures (i.e. 'eurythermic') (e.g. Daufresne *et al.*, 2004). Simultaneously, water quality trends over the study period could have confounded some hydroclimatic effects by either enhancing (e.g. the nitrate concentration increase) or limiting (e.g. the phosphate and chlorophyll concentration decreases) the decline of sensitive taxa (e.g. Friberg *et al.*, 2010). As a result, we used data from the Loire River, the longest river in France and one of the biggest in Europe (Oudin *et al.*, 2009), to test the hypotheses that (i) the abundance of rheophilic and stenothermic taxa would decline during the three-decade study period, while limnophilic and eurythermic taxa would increase (hypothesis 1a) in response to global climate changes (hypothesis 1b), and (ii) this trend would be partially confounded by other shifts in community structure and composition related to changes in local environmental factors (hypothesis 2). Hypothesis 1 will be supported if a significant long-term temporal drift is evidenced and if warming and discharge reduction explain a major part of this trend; whereas hypothesis 2 will be supported if at least one other ecological trend emerges from the invertebrate community dynamics and can be related to water quality improvement or degradation. This study on the

Loire River, first assessing long-term trends in macroinvertebrate communities, is also one of the few studies in Europe which has attempted distinguishing among the potential drivers of ecological changes in benthic communities in a multistressor context, over three decades (but see Daufresne *et al.*, 2007; Durance & Ormerod, 2009).

Materials and methods

Study area and data

Study sites. Data from Dampierre-en-Burly (47.4°N; 2.3°E) and Jargeau (47.5°N; 2.1°E) on the upper section of the Middle Loire (Fig. 1) were analysed. In these two sites, the Loire is an 8th order river, with a catchment of 35 500 km², a mean width of 300 m and a mean depth of about 1 m in low flow. Dampierre is at an altitude of 123 m a.s.l., 110 km downstream from the confluence with the Allier River and 550 km from the source. Jargeau is 40 km downstream from Dampierre, at 109 m a.s.l.

Benthic macroinvertebrates assemblages. Invertebrate communities were sampled 100 times over the period 1979–2008 at Dampierre, using the IQBG protocol ('Indice de Qualité Biologique Globale'; Verneaux *et al.*, 1976) between 1979 and 1994 and the normalized IBGN field protocol ('Indice Biologique Global Normalisé'; NFT 90-350, 2004) between 1995 and 2008. Sampling was conducted in average up to three times per year and distributed over four periods (called 'seasons' hereafter), defined as follow: season 1 = [5th–30th June]; season 2 = [5th–30th July]; season 3 = [5th–30th August] and season 4 = [10th

September–5th October]. The taxa Hydrozoa, Bryozoa, Porifera, Hydrachnidia, Nematoda and Oligochaeta were removed from the analyses to avoid identification or quantification bias. Other taxon identifications were harmonized at the family level.

Hydroclimatic and water quality parameters. Water temperature and discharge data were available at Dampierre (from a regulatory survey at the *Electricité de France* nuclear power plant; the study site being located upstream of the plant) over the period 1979–2008 based on continuous hourly measurements. Available long-term water quality characteristics included concentrations in nitrates, phosphates and chlorophyll-a. They were recorded at Jargeau in average 11.6 months per year from 1980 to 2008 by the *Loire-Bretagne Basin Water Authority*. All these physico-chemical data have been previously analysed in detail by Floury *et al.* (2012).

Data analysis

Community composition trends. First, 'taxonomic richness' was calculated at two temporal scales: (i) for each sampling date (= 'season') and (ii) over each year (= 'global richness' in Table 1). While the latter illustrates the global long-term pattern of the community richness, the former allows looking for potential seasonal deviations from this global trend. Second, the whole invertebrate data set was $\ln(x + 1)$ transformed to normalize abundance distributions. A Correspondence Analysis (CA) was performed on the taxon \ln -transformed abundance array, in which rare taxa (i.e. with occurrence $\leq 2\%$ of the sampling events) were not included to avoid an overestimation of rare species weights in the analysis. The scores of the 100 sampling dates on the two first axes (called CA1 and

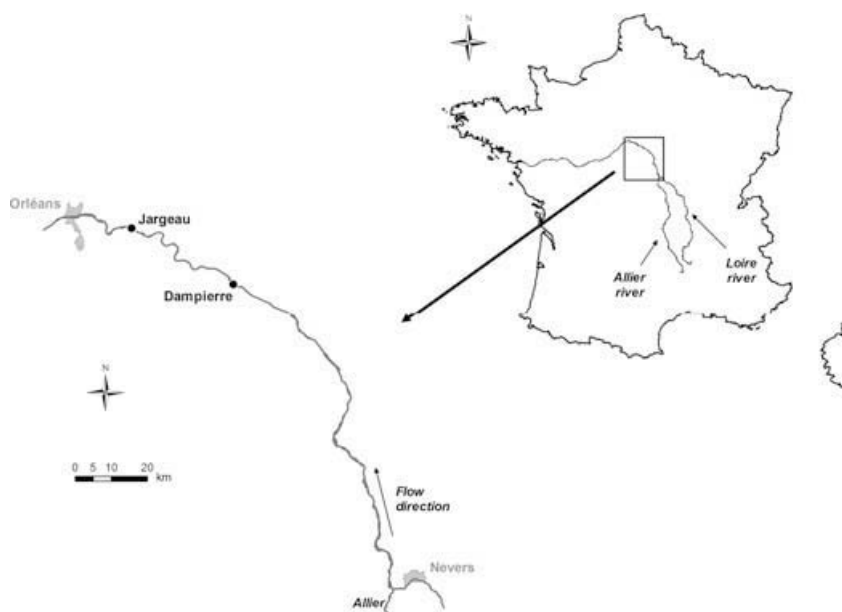


Fig. 1 Locations of the Middle Loire reach and the two study sites: Dampierre (physico-chemical parameters and invertebrates) and Jargeau (chemical parameters).

Table 1 Results of the MK trend tests applied to taxonomy-based metrics (Tau = Kendall Tau; P = P -value). 'CA1' and 'CA2' represent the scores of site invertebrate communities on the two-first axes of the correspondence analysis. 'Period' is defined as follow: 'Global' = annual values; 'Season 1' = [5th–30th June]; 'Season 2' = [5th–30th July]; 'Season 3' = [5th–30th August] and 'Season 4' = [10th September–5th October]

Metric	Period	Trend	Tau	P
Richness	Global	↗	0.65	<0.001
	Season 1	↗	0.58	<0.001
	Season 2	↗	0.60	0.004
	Season 3	–	0.25	0.110
	Season 4	↗	0.49	0.001
CA1	Global	↗	0.69	0.001
	Season 1	↗	0.66	<0.001
	Season 2	↗	0.66	<0.001
	Season 3	–	0.41	0.051
	Season 4	↗	0.49	0.001
CA2	Global	–	0.28	0.217
	Season 1	–	0.16	0.493
	Season 2	–	0.36	0.108
	Season 3	↗	0.61	<0.001
	Season 4	↗	0.47	0.016

CA2) were extracted to be used as proxies of the entire community response over time. As for richness, scores of 'seasons' on CA1 and CA2 were averaged over each year (= 'global CA1' and 'global CA2' in Table 1).

Then, 'seasonal' and 'annual' series of the three taxonomy-based metrics (i.e. richness, CA1 and CA2) were subjected to a Mann–Kendall trend test (called 'MK trend test' hereafter) over the whole study period, as adapted by Hamed & Rao (1998), i.e. designed to detect significant trends in temporal series after removing autocorrelations by Spearman rank correlations.

Finally, we aimed at helping ecological interpretation of CA1 and CA2 metric trends with a hierarchical cluster analysis performed on individual scores of taxa in the first factorial plane. The clustering procedure was based on the Ward's method (Ward, 1963) applied to the matrix of Euclidean distances calculated between taxa. We used the 'Phenon line' (Sneath & Sokal, 1973) as stopping rule to select the best number of clusters as a trade-off between minimal inertia loss and maximal ecological interest of clusters of taxa. Mean ln-transformed abundances of the final groups were then calculated at each sampling date to investigate potential trends in their mean annual abundance over the three decades.

Community response time. To select the most relevant descriptors of the Loire River environmental characteristics, we tried to assess the (mean) period before benthic sampling which can be considered as the optimal proxy of the invertebrate community 'response time' to these site environmental characteristics. First, for each sampling date, the measured values of each of the five selected abiotic parameters

(i.e. temperature, discharge and nitrate, phosphate and chlorophyll-a concentrations) were averaged over a variable number of days before the sampling date. Second, each of these values was divided by the mean value of the corresponding parameter calculated on the same period over the three decades, for deseasonalizing time series and only focusing on long-term trends. Third, second-order polynomial regressions were used to fit the metric values to temporal variation in individual environmental parameters. Fourth, adjusted R^2 were extracted and averaged. These four steps were reiterated for time periods ranging from 1 to 225 days before sampling date. The time period exhibiting the maximum value of mean adjusted R^2 was considered as the optimum response time of the benthic community for the studied environmental parameters. Applying this method, the strongest global relation was found for a 126-day lag. As a result, environmental variables (i.e. T126 for temperature, Q126 for discharge, N126 for nitrates, P126 for phosphates and C126 for chlorophyll-a) have been averaged on this time period of about 4 months before sampling for the following analyses.

Contribution of abiotic factors to biological trends. First, environmental series calculated according to the optimum response time of benthic assemblages were subjected to the MK trend test. The aim was to examine if they always matched the long-term trends observed without considering the biotic compartment (cf. Floury *et al.*, 2012), on which our initial ecological assumptions had been based.

Second, to cope with the common issues in multiple-stressor contexts, we used a hierarchical variation partitioning approach to assess the relative importance of environmental factor effects on invertebrate community composition (described by the three taxonomy-based metrics and the mean group abundances). This method allowed calculating the contribution of each predicting environmental parameter to the total variance of the dependant variable, both independently and in interaction with other parameters, helping to overcome multicollinearity problems encountered with multiple regression approach (Mac Nally, 2002).

All the analyses were performed using the packages ade4 (Dray & Dufour, 2007) and hier.part (Walsh & Mac Nally, 2008) implemented in the R software (R 2.12.0 version, R Development Core Team, 2010).

Results

Invertebrate community trends

The taxonomic richness at Dampierre showed a global increase over the period 1979–2008, rising in average from about 32–55 invertebrate families between the first (1979–1988) and the last (1999–2008) decade (Fig. 2; Table 1). Despite a decline in the last years, the trend was highly significant ($P < 0.001$). The total richness (i.e. over the three decades) at Dampierre was 102 taxa. The minimum number of families sampled during a year was observed in 1979 (11 taxa) while the maxi-

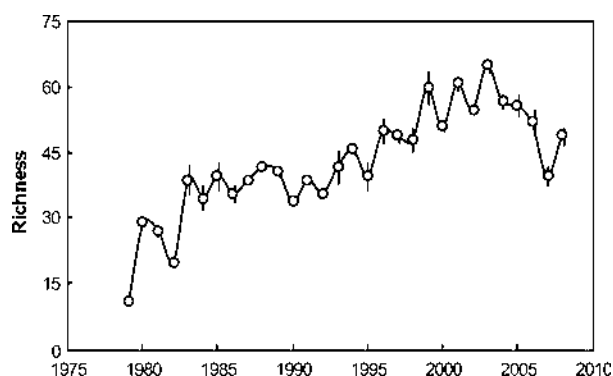


Fig. 2 Long-term evolution of the 'global' (black line) and 'seasonal' (standard deviation bars) richness (number of invertebrate families) at Dampierre. Time periods are defined as follow: 'Global' = annual values; 'Season 1' = [5th–30th June]; 'Season 2' = [5th–30th July]; 'Season 3' = [5th–30th August] and 'Season 4' = [10th September–5th October].

num number of taxa was reached in 2003 (65 taxa). Moreover, the global richness pattern over the 1979–2008 period was quite homogeneous among the four seasons, with a very significant increase (at least $P < 0.01$) except for season 3 (Fig. 2; Table 1).

Correspondence analysis (CA) revealed long-term trends in community composition. Twenty-four per cent of the total inertia in the taxon ln-transformed abundance array was explained by the first factorial plane, fairly distributed between the first (CA1) and the second (CA2) axes (13% and 11% respectively). Mean annual scores on CA1 demonstrated a significant increase ($P < 0.01$) over the period 1979–2008 (Fig. 3; Table 1). More precisely, CA1 scores strongly increased over the first 15 years (1979–1993; $P < 0.001$) and then remained rather stable over the next 15 years (1994–2008; $P > 0.05$). Patterns observed for each season were consistent with the global long-term trend (Fig. 3; Table 1). However, the scores observed for the four different seasons revealed a shift in the curve profiles: scores and temporal variation rates were quite variable among seasons in the first 15 years whereas they were very close all over the second 15-year period (Fig. 3).

Although variability among seasonal CA2 scores was relatively constant over the three decades, the distinction of the two 15-year periods (1979–1993 and 1994–2008) was even more pronounced for CA2 than for CA1 (Fig. 3). Global and seasonal patterns were consistent in showing a weak but significant ($P < 0.01$; except for season 3) decrease in CA2 scores during the first 15 years, followed by a strong increase ($P < 0.01$) during the last 15 years. As a result, global, season 1 and season 2 scores showed no significant trends over the three decades (Table 1). In the cases of seasons 3

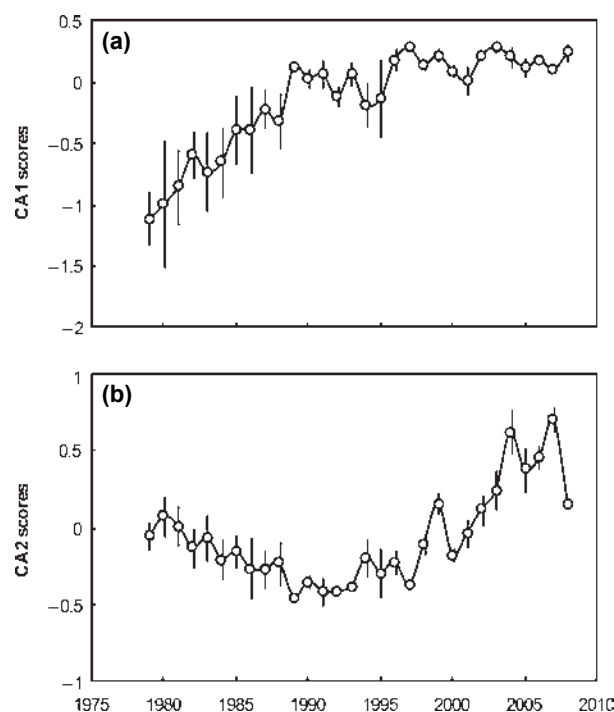


Fig. 3 Long-term evolution of the 'global' (black line) and 'seasonal' (standard deviation bars) factorial scores of invertebrate community samples along the (a) first (CA1) and the (b) second (CA2) axes defined by the Correspondence Analysis applied to the taxon ln-transformed abundance array. See text for further details. Time periods are defined as follow: 'Global' = annual values; 'Season 1' = [5th–30th June]; 'Season 2' = [5th–30th July]; 'Season 3' = [5th–30th August] and 'Season 4' = [10th September–5th October].

and 4, available data were distributed so that the period 1994–2008 (and associated increase in CA2 scores) was overweighed leading to spurious significant trends (Table 1).

Variations in trends among invertebrate taxa

Cluster analysis defined seven groups of invertebrates (Fig. 4). The taxonomic composition of these groups was closely related to the abundance profiles of taxa over the study period (Fig. 5). Group 1 was present only during the first 6 years of the study period, with low abundances (excepted marginal abundances in 2008; Fig. 5). Group 2 exhibited mean annual abundance more variable than that of group 1, which tended to decrease over the three decades (Fig. 5). Both groups were mainly composed of pollution-sensitive insects, typical from cold, well-oxygenated and (fast) running waters [e.g. the Chloroperlidae, Perlodidae (Plecoptera) and Heptageniidae, Polymitarcyidae (Ephemeroptera) families]. Group 3 was located close to the origin of the

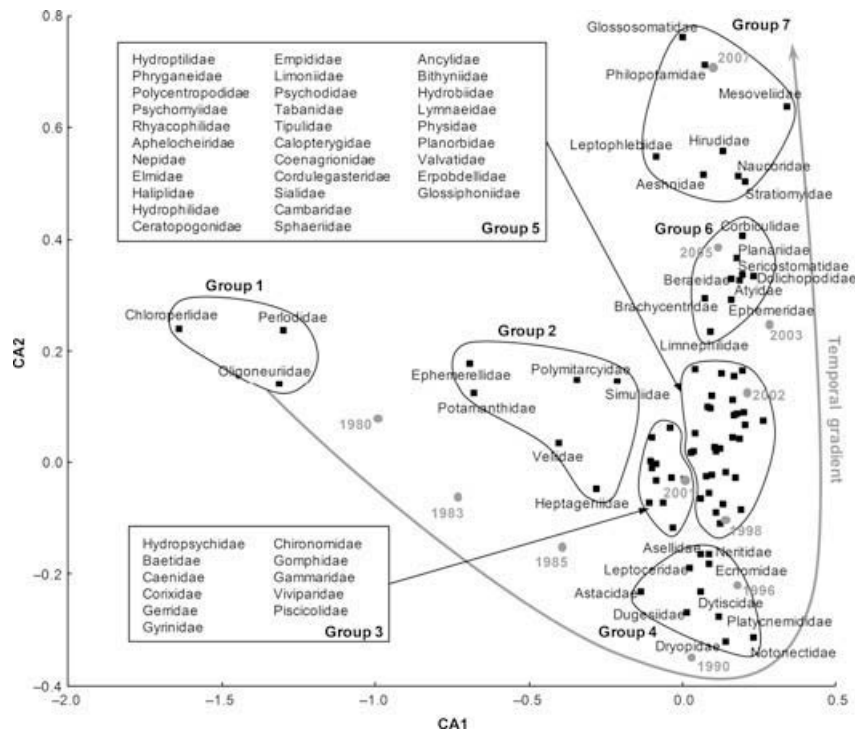


Fig. 4 Results of the Correspondence Analysis applied to the taxon ln-transformed abundance array: Location on the first factorial plane (CA1-CA2) and taxonomic composition of the seven invertebrate groups defined by hierarchical cluster analysis on CA1 and CA2 taxon scores.

plane (Fig. 4). It could be considered as the core part of the community, composed of taxa often abundant in large European slow-flowing lowland rivers [e.g. the Hydropsychidae (Trichoptera), Caenidae, Baetidae (Ephemeroptera), Chironomidae (Diptera) or Gammaridae (Crustacea) families]. They exhibited high abundances throughout the period 1979–2008, with a gradual increase in abundance over time (Fig. 5). Group 5 was also located close to the origin of the first factorial plane (Fig. 4), exhibiting a similar temporal pattern of mean annual abundance variations over the study period, but with much lower levels of abundances (Fig. 5). Group 4 was quite close to groups 3 and 5 on the first factorial plane (Fig. 4), but exhibited a bell curve abundance pattern (Fig. 5). This group consisted of taxa taxonomically and ecologically various, but similar in their temporal distribution, with low abundances in the first years, maximum abundances in the mid 1990s and weak or null abundances in the last years (Fig. 5). Groups 6 and 7 were composed of both specialist taxa, sensitive to bottom substrate and water quality [e.g. the Glossosomatidae, Philopotamidae, Sericostomatidae (Trichoptera) and Ephemeridae, Leptophlebiidae (Ephemeroptera) families] and pollution tolerant taxa with broader habitat preferences including invasive species (e.g. Atyidae, Corbiculidae). They

showed similar mean abundance patterns with taxa (i) absent during at least one decade, (ii) first sampled after 1990 for group 6 and 1995 for group 7 and (iii) thereafter exhibiting a strong and steady increase in abundance (Fig. 5).

Environmental trends over the study period

MK trend test outcomes were consistent with the assertions about the environmental context from which we have developed our hypotheses (Fig. 6). Water temperature at Dampierre showed a global increase over the three decades [$P < 0.001$; c. +0.9 °C, ranging in average from 12.8 °C during the first decade (1979–1988) to 13.7 °C during the last decade (1999–2008)], with the period 1979–1993 sustaining a higher rate of warming ($P < 0.01$) and the period 1994–2008 revealing mean temperatures being steadier ($P > 0.05$). Simultaneously, discharge decreased over the 30-year period (c. $-82 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$, from 387 to 305 $\text{m}^3 \text{ s}^{-1}$). Although the global trend was not significant ($P > 0.05$), due to a very wet year in 2008, the decline in discharge became significant over the period 1979–2007 ($P < 0.05$) notwithstanding a high interannual variability. Water quality parameters also matched similarly our long-term predictions. Nitrate concentrations increased gradually

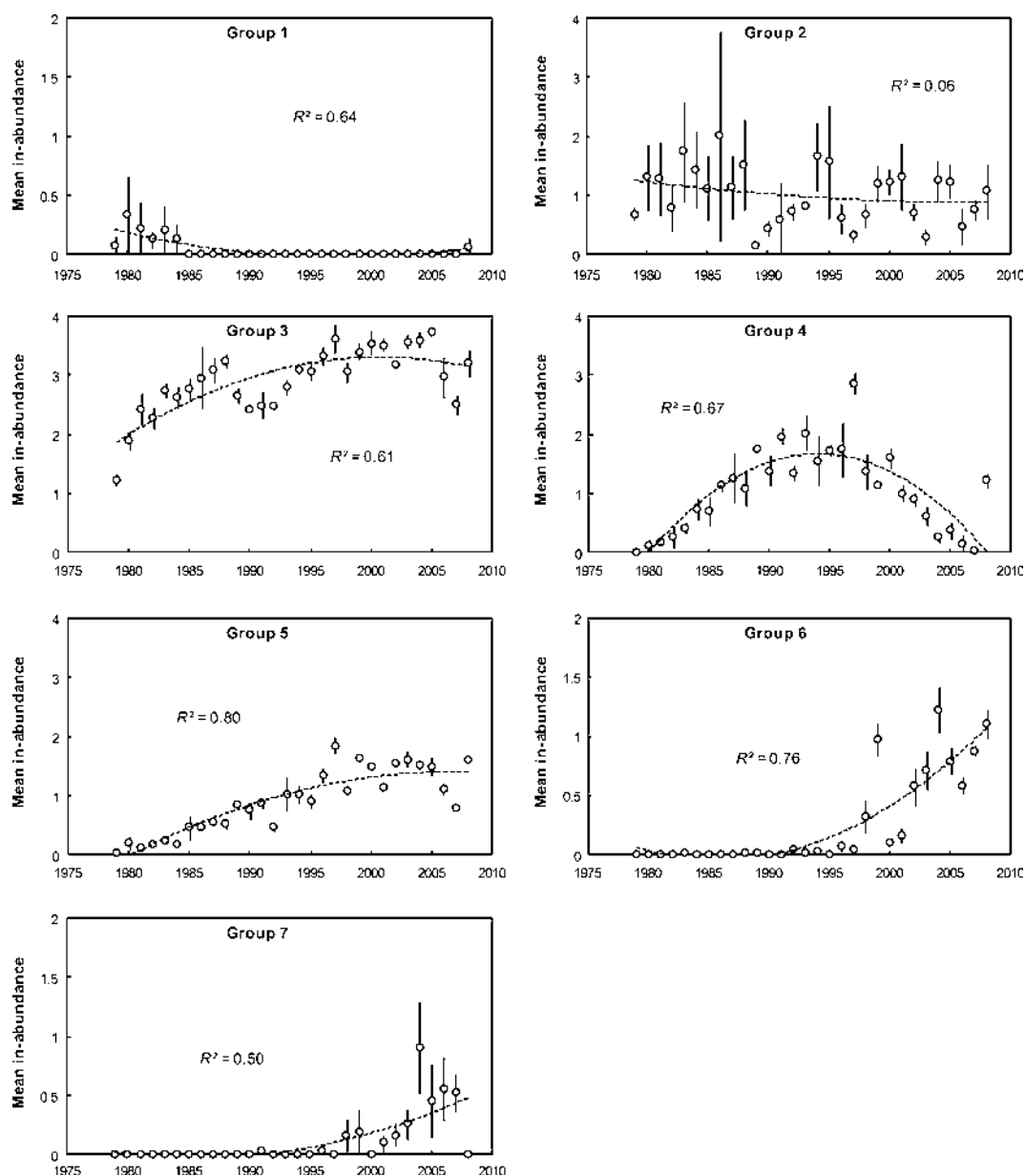


Fig. 5 Long-term trends in mean annual abundances of the seven invertebrate groups (open circles). Standard deviation bars represent 'seasonal' variations in group abundances for each year. General trends are illustrated by the black curves and associated R^2 coefficients derived from second-order polynomial regressions.

over the three decades ($P < 0.01$; c. $+2.5 \text{ mg L}^{-1}$, from 6.3 to 8.8 mg L^{-1}), while phosphate and chlorophyll-*a* concentrations exhibited significant decline over the same period ($P < 0.001$ and $P < 0.05$ respectively), with a substantial reduction since 1990 for the former (c. -0.16 mg L^{-1} , from 0.26 to 0.10 mg L^{-1}) and since 1995 for the latter (c. $-25 \mu\text{g L}^{-1}$, from 54.4 to $29.3 \mu\text{g L}^{-1}$). Moreover, all the observed global hydroclimatic and water quality trends were supported by 'seasonal' patterns; at least three of them exhibiting significant trends for each environmental variable (Fig. 6).

Environmental change effects on the invertebrate community

Hierarchical variance partitioning revealed that environmental parameters had variable weights in community richness and composition changes (Table 2). Hydroclimatic variables (temperature and discharge) and phosphate concentration had the greatest effects on invertebrate richness, explaining almost equal proportion (29.4% and 28.2% respectively) of the metric variation over the study period. Temperature and

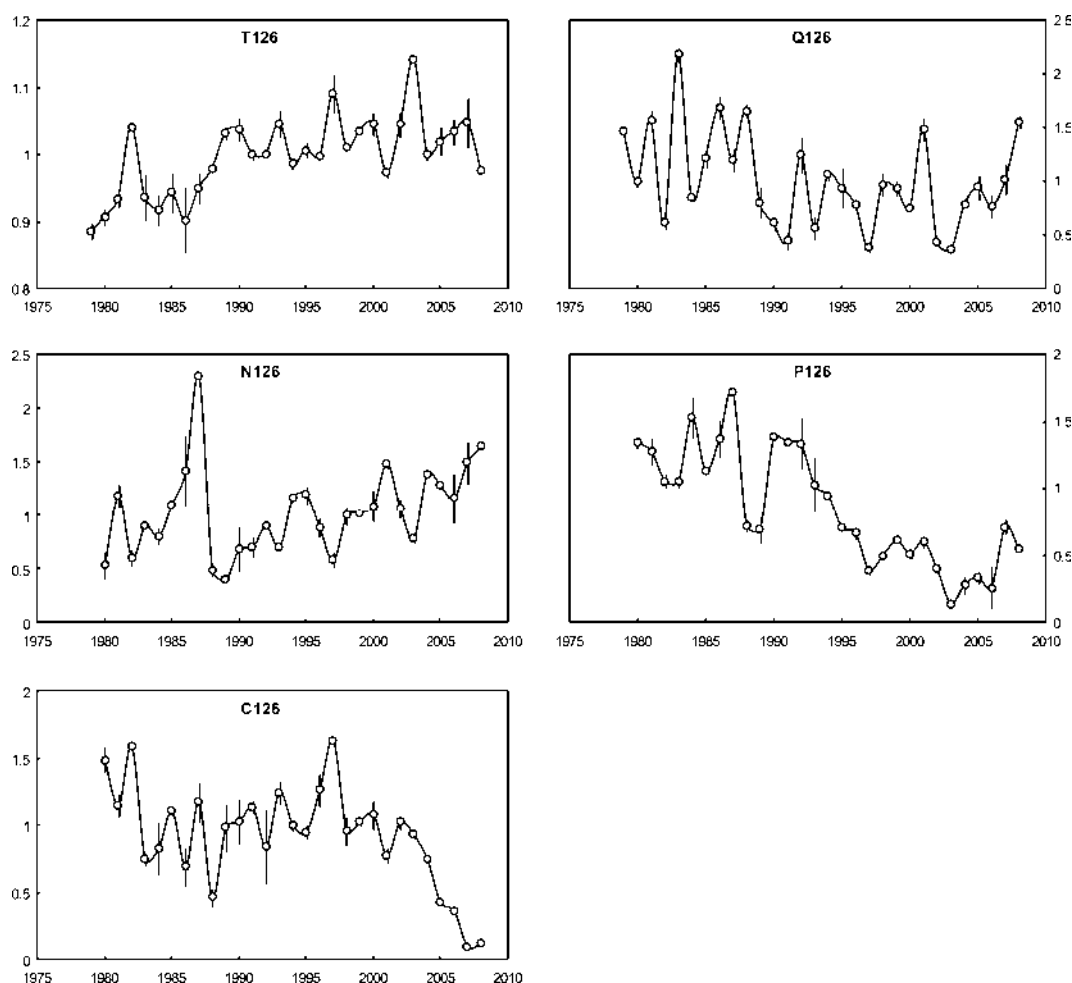


Fig. 6 Long-term variation in the 'global' (black line) and 'seasonal' (standard deviation bars) environmental variables at Dampierre. 'T126', 'Q126', 'N126', 'P126' and 'C126' represent respectively water temperature, discharge, nitrate, phosphate and chlorophyll concentrations, averaged over a 126-day period before each sampling date. Time periods are defined as follow: 'Global' = annual values; 'Season 1' = [5th–30th June]; 'Season 2' = [5th–30th July]; 'Season 3' = [5th–30th August] and 'Season 4' = [10th September–5th October].

discharge were also major predictors of invertebrate community composition with a strong cumulated contribution (61.5%) to the first CA axis scores, while phosphates still explained a high amount of variance (29.8%) in CA1. Conversely, hydroclimatic factors had minor effect on community composition described by CA2 scores, whereas a major proportion of variance along CA2 was explained by the three water quality parameters (nitrates, phosphates and chlorophyll-a).

Similarly, the contribution of environmental parameters to the variation in mean abundances of faunal groups was examined (Table 3). No clear pattern emerged for group 1 because it contained taxa only present during the very early years and quickly disappearing. As a result, the occurrence frequency of such taxa was too small to give significant relationship with time. The cumulative effect of temperature and

discharge accounted for the highest proportion of variance in group 2 abundances. For groups 3, 4 and 5, both hydroclimatic and water quality predictors significantly accounted for variance in group abundances. Finally, nitrate, phosphate and chlorophyll-a concentrations may be considered as the main significant factors explaining variation in the abundances of groups 6 and 7.

Based on the variance partitioning outcomes, we investigated the relationships between invertebrate family abundances and environmental parameters (fitted by second-degree polynomial models). Several of these relationships were presented in Fig. 7 for the best representatives (i.e. paragons) of the groups exhibiting the more contrasted distributions over the study period (i.e. groups 1–2 vs. groups 6–7). Chloroperlidae (group 1) showed a good correlation with water temperature

Table 2 Independent and total (independent + joint) contributions of environmental variables to taxonomy-based metric variances, according to hierarchical variation partitioning (I = independent contribution (%); P_i = I P -value; R^2 = total contribution (%); $P = R^2$ P -value; predictors with a significant contribution are in bold text). 'CA1' and 'CA2' represent the scores of site invertebrate communities on the two-first axes of the correspondence analysis. 'T126', 'Q126', 'N126', 'P126' and 'C126' represent respectively water temperature, discharge, nitrate, phosphate and chlorophyll concentrations, averaged over a 126-day period before each sampling date

Metric	Variable	I	P_i	R^2	P
Richness	T126	7.9	<0.001	21.3	<0.001
	Q126	3.2	0.072	8.1	<0.001
	N126	2.8	0.161	2.1	0.257
	P126	18.7	<0.001	28.2	<0.001
	C126	0.9	0.585	2.6	0.173
CA1	T126	21.1	<0.001	42.2	<0.001
	Q126	9.8	<0.001	19.3	<0.001
	N126	3.3	0.114	0.8	0.583
	P126	14.2	<0.001	29.8	<0.001
	C126	1.0	0.562	1.2	0.449
CA2	T126	1.6	0.342	0.2	0.739
	Q126	1.8	0.317	0.0	0.773
	N126	8.6	<0.001	11.2	<0.001
	P126	15.8	<0.001	18.9	<0.001
	C126	20.9	<0.001	28.3	<0.001

($R^2 = 0.32$; $P < 0.01$; $n = 30$). The Potamanthidae abundance variations (group 2) were strongly related to water temperature ($R^2 = 0.75$; $P < 0.001$; $n = 30$). Brachycentridae (group 6) and Philopotamidae (group 7) were closely related to phosphate and chlorophyll-a concentrations ($0.28 < R^2 < 0.33$; $P < 0.05$ and $P < 0.01$; $n = 29$) respectively. Atyidae (group 6) exhibited a weaker but not negligible correlation with water temperature ($R^2 = 0.22$; $P < 0.05$; $n = 30$), whereas water temperature only explained 10% of the Corbiculidae abundance variations ($P > 0.05$; $n = 30$; not shown on Fig. 7). Interestingly, the Corbiculidae abundances were strongly related to variations in chlorophyll-a concentration ($R^2 > 0.50$; $P < 0.001$; $n = 29$).

Discussion

The biological data analysed in this study supported the first part of our hypothesis 1 (1a) stipulating that invertebrates of the Middle Loire River have evolved similar to the patterns observed in other large rivers (e.g. Daufresne *et al.*, 2004). The clustering procedure applied to invertebrates over the whole study period based on their ln-transformed abundances highlighted the distribution of invertebrate groupings along

Table 3 Independent and total (independent + joint) contributions of environmental variables to mean group abundance variances, according to hierarchical variation partitioning (I = independent contribution (%); P_i = I P -value; R^2 = total contribution (%); $P = R^2$ P -value; predictors with a significant contribution are in bold text). Groups 1–7 represent mean ln-transformed abundances of taxon groups defined by hierarchical cluster analysis. 'T126', 'Q126', 'N126', 'P126' and 'C126' represent respectively water temperature, discharge, nitrate, phosphate and chlorophyll concentrations, averaged over a 126-day period before each sampling date

Group	Variable	I	P_i	R^2	P
Group 1	T126	3.4	0.054	7.3	<0.001
	Q126	1.8	0.310	2.7	0.112
	N126	1.2	0.485	0.5	0.622
	P126	2.3	0.193	4.9	0.002
	C126	0.2	0.720	0.2	0.721
Group 2	T126	14.9	<0.001	19.3	<0.001
	Q126	6.1	<0.001	13.2	<0.001
	N126	0.9	0.583	2.1	0.224
	P126	1.9	0.286	2.4	0.147
	C126	2.1	0.249	3.4	0.044
Group 3	T126	6.0	<0.001	15.4	<0.001
	Q126	1.3	0.425	2.9	0.085
	N126	4.7	0.012	4.3	0.019
	P126	23.8	<0.001	29.0	<0.001
	C126	0.6	0.648	2.3	0.193
Group 4	T126	4.4	0.006	8.6	<0.001
	Q126	2.2	0.212	6.9	<0.001
	N126	1.5	0.386	4.5	0.006
	P126	0.6	0.644	0.1	0.748
	C126	11.9	<0.001	15.8	<0.001
Group 5	T126	16.7	<0.001	40.1	<0.001
	Q126	9.9	<0.001	22.8	<0.001
	N126	3.6	0.041	0.8	0.562
	P126	32.8	<0.001	51.6	<0.001
	C126	0.5	0.679	0.3	0.716
Group 6	T126	4.3	0.007	8.8	<0.001
	Q126	2.4	0.201	1.5	0.372
	N126	9.4	<0.001	10.5	<0.001
	P126	19.6	<0.001	29.7	<0.001
	C126	19.7	<0.001	26.8	<0.001
Group 7	T126	1.3	0.431	0.6	0.620
	Q126	2.2	0.190	0.6	0.623
	N126	4.8	0.006	5.7	<0.001
	P126	8.3	<0.001	10.3	<0.001
	C126	10.1	<0.001	13.2	<0.001

a long-term temporal gradient (Fig. 4). While many Ephemeroptera exhibited decreasing abundances over the 30-year period, Plecoptera disappeared during the early years. Impaired taxa generally required unpol-

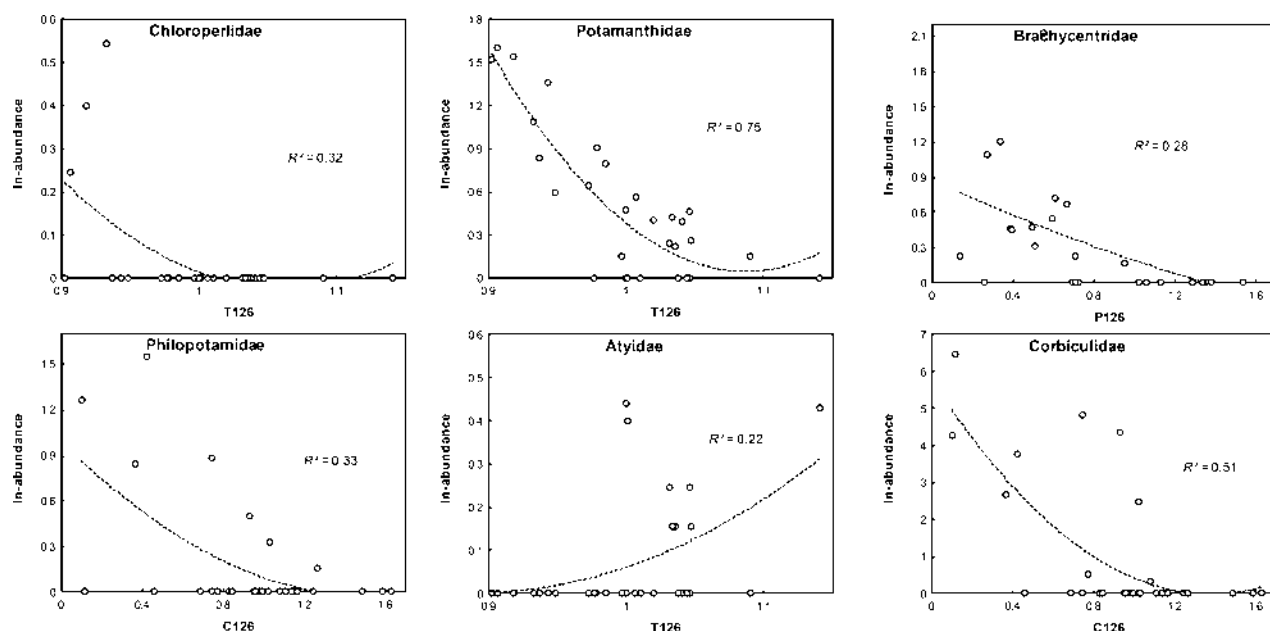


Fig. 7 Individual relationships between the abundances of selected taxa and environmental variables (open circles) illustrated by polynomial (second degree) regression curves (black lines) and associated R^2 coefficients. 'T126', 'P126' and 'C126' represent respectively water temperature, phosphate and chlorophyll concentrations, averaged over a 126-day period before each sampling date.

luted running waters with cold temperatures. For instance, species of Oligoneuriidae, Polymitarcyidae, Potamanthidae and some Heptageniidae are widely considered as pollution-sensitive organisms, typical from large rivers and such species have already exhibited a drastic decline in many European large rivers (e.g. Usseglio-Polatera & Bournaud, 1989). Moreover, although most of Perlodidae and Chloroperlidae are living in headwaters, some species are able to colonize downstream reaches of rivers, even being highly sensitive to pollutants. They are also strongly sensitive to global water quality (Tachet *et al.*, 2006) and early disappeared from the Loire River at Dampierre.

Conversely, cluster analysis revealed the settlement and increasing abundance of more euryecic and pollution tolerant taxa during the latest years of the study period [e.g. the Dolichopodidae (Diptera) or Planariidae (Turbellaria) in the early 1990s, and the Mesoveliidae, Naucoridae (Heteroptera), Stratiomyidae (Diptera) or Hirudidae (Achaeta) after 1995]. In contrast with Plecoptera and Ephemeroptera, these taxa are eurythermic and mainly occur in slow-flowing waters, tolerating a wide range of water quality conditions, including low oxygen concentration and high chemical pollution. Moreover, results gave evidence for the colonization of the Loire River at Dampierre by invasive species such as *Atyaephyra desmarestii* (Atyidae) and *Corbicula sp.* (Corbiculidae). The bivalve *Corbicula sp.* has invaded all the French large hydro-

graphic basins in only 20 years (Mouthon, 2000; Brancotte & Vincent, 2002), and were caught for the first time in the Middle Loire River during the early 2000s. The Mediterranean shrimp *A. desmarestii* has been found in many French large rivers (e.g. the Rhône, Moselle and Saône rivers) for several decades (Tachet *et al.*, 1988; Devin *et al.*, 2005; Khalanski *et al.*, 2008). Both taxa are living in lentic to stagnant waters and are rather thermophilic, even if occurring in a wide range of temperatures. In addition, the relative abundance of most of the taxa able to live in various freshwater habitats, which are often likely to be also euryecic, has significantly increased over the three decades. Because the number of taxa that disappeared was clearly lower than the number of taxa that appeared, taxonomic richness increased over the period 1979–2008. This trend – especially the low number of disappeared taxa – was consistent with the ecological features of macroinvertebrates living in lowland river systems which are usually rather tolerant to multistressors, including warmed waters.

Results from variance partitioning supported the second part of the first hypothesis (1b). Indeed, even partially, the shifts in community composition were clearly related to hydroclimatic factors driven by global climate changes, especially water warming. The most obvious relationship was found for declining groups 1 and 2, mainly composed by specialized and pollution-sensitive Plecoptera and Ephemeroptera. Alone or in

combination with other factors, temperature and discharge cumulated effects could be considered as the main sources of variation in the abundances of these impaired invertebrates (Table 3). This result was well illustrated by the relationship between the decreasing abundance of the Potamanthidae with the increasing water temperature (Fig. 7). Although temperature and discharge were no longer the dominant drivers, the core part of the benthic community (group 3), including ubiquitous taxa, was also significantly related to hydroclimatic trends (as well as groups 4 and 5). To a lesser extent, this result was still true for group 6 which includes invasive species, as shown, for example, by the relationship between the Atyidae abundances and temperature. Similar to the group- or family-level correlations described above, variations in global richness and CA1 scores were strongly explained by hydroclimatic factors. We also noticed that the maximum richness coincided with the 2003 heatwave.

Interestingly, temperature always explained a higher proportion of variance than discharge did, whatever the taxonomy-based metric (Table 2). This result went against previous observations made on UK chalk-streams, smaller than the Loire River but influenced by groundwater inputs and impaired by global warming in a similar way (Wood *et al.*, 2001; Durance & Ormerod, 2009). Complex interactions between several ecological processes can support the role of temperature in the understanding of observed invertebrate community changes, e.g. shifts in phenological events like emergence or mating success, biological cycle impairment, metabolism or energy budget alteration, survival decline or trophic relationship (e.g. predator–prey interactions) disruption (Chadwick & Feminella, 2001; Kishi *et al.*, 2005; Hassall *et al.*, 2007). Oberdorff *et al.* (1995), Jacobsen *et al.* (1997) and Mason *et al.* (2008) have also demonstrated that increasing temperature may have ecological benefits for freshwater assemblages by enhancing taxonomic richness. Moreover, temperature effects on organisms vary among seasons (Hawkins *et al.*, 1997), causing more drastic changes in assemblage distribution and composition in summer when the upper thermal tolerance of the most sensitive invertebrates has more chance to be exceeded (Durance & Ormerod, 2009). Given that we specifically addressed the season which had experienced the strongest warming rate (i.e. around summer months), as shown by Floury *et al.* (2012), we magnified the effects of water temperature on community structure and composition. If the influence of temperature can be easily understood from explanations provided above, effects of discharge on macroinvertebrate assemblages seem surprisingly weak. Nonetheless, it might be simply due to long-term trends in discharge that were less pronounced than

those in temperature, whereas interannual hydrological variations were greater. Indeed, focusing on long-term trends, we promoted the detection of stressor effects like the continuous and gradual increase in temperature [so called press disturbance (Bender *et al.*, 1984) or ramp disturbance (Lake, 2000)], while effects of episodic disturbances like extreme hydrological events [so called pulse disturbances (Bender *et al.*, 1984)] could be partially masked. The main hypothesis might be (i) that the potential effects of discharge could occur via short-term fluctuations, especially via drought and flood events, and (ii) that macroinvertebrate assemblages at Dampierre could exhibit sufficient adaptation or resilience potential for not distinguishing the ecological consequences of such fluctuations at long-term temporal scale. For instance, Boulton (2003) and Wright *et al.* (2004) have demonstrated that invertebrate recovery from drought events usually requires around 3 years. Therefore, we consider that assessing long-term effects of pulse disturbances on invertebrate communities in large rivers would need further specific investigations (but see Mouthon & Daufresne, 2006; Daufresne *et al.*, 2007), in particular because they are expected to become more frequent and harsher in the next years under a climate change scenario (Andersen *et al.*, 2006; Webb & Nobilis, 2007; Whitehead *et al.*, 2009), making them of crucial ecological concern (e.g. Monk *et al.*, 2008; Feio *et al.*, 2010).

All these outcomes (i) are deeply in agreement with other observations of significant shifts in macroinvertebrate communities made in French [for example on the Rhône River basin (Fruget *et al.*, 2001; Daufresne *et al.*, 2004; Mouthon & Daufresne, 2006)] and in other European rivers [e.g. Burgmer *et al.*, 2007 (Sweden); Durance & Ormerod, 2007 (UK); Haidekker & Hering, 2008 (Germany)], (ii) are also apparent elsewhere in the world [e.g. Australia (Chessman, 2009)] and (iii) provide new evidence for global climate change effects on freshwater ecosystems. They are also consistent with observations and forecasts of climate change-induced shifts in fish communities of French rivers (Daufresne & Boët, 2007; Buisson *et al.*, 2008). Similar changes have been also observed for other aquatic biota in various ecosystems, like copepods in the North Atlantic Ocean (Beaugrand *et al.*, 2009) or phytoplankton in temperate lakes (Elliott *et al.*, 2006).

Corroborating our second hypothesis, the cumulated effects of water quality variables explained a greater proportion of variance in the mean abundances of groups 3, 6 and 7 over the study period than the hydroclimatic factors did, becoming largely dominant for groups typical from the last years (groups 6–7). However, nitrate concentration was not or only weakly related to biological trends over the study period, with

always less than 9% of individual contribution to the variance in taxonomy-based metrics and mean group abundances (Tables 2 and 3). Therefore, the water quality improvement related to phosphate input reduction seems to be the major 'local' environmental change involved in the Loire River invertebrate community dynamics over the study period. These local changes in water quality and hydroclimatic factors contributed with approximately the same extent to global richness and CA1 score variation, while local changes were by far the greatest source of variation in CA2 scores. Indeed, this axis was closely linked to groups 6 and 7 which were composed of pollution-sensitive taxa appearing during the more recent years. The corresponding Trichoptera and Ephemeroptera families need rivers with good water quality, as illustrated by the negative relationship between Brachycentridae abundance and phosphate concentration or between Philopotamidae abundance and chlorophyll-a concentration (Fig. 7). Friberg *et al.* (2010) have already made consistent observations that emphasized a negative correlation between the occurrence of the Ephemeridae, Leptophlebiidae (Ephemeroptera), Glossosomatidae and Sericostomatidae (Trichoptera) families, and the phosphorus concentration or eutrophication level of streams. Our results are also in agreement with studies conducted in similar multiple-stressor contexts and giving evidence for global climatic effects on macroinvertebrate assemblages confounded by local water quality changes (Daufresne *et al.*, 2007; Durand & Ormerod, 2009). This could be the main explanation of the threshold observed in biological metrics as it coincided with that highlighted in environmental variables. In the first fifteen years, the increase in richness and CA1 scores seemed to be explained by increasing temperatures and reduced flow. In contrast, the stabilization of these metric values in the last 15 years, together with the strong increase in CA2 scores, were most likely related to the substantial drop in phosphates and chlorophyll-a. Therefore, the 'ecological breakpoint' detected in the middle of the 1990s could be obviously considered as the first indication of a significant confounding effect from local water quality improvement.

Multiple factors are likely to act in combination and to contribute to macroinvertebrate assemblage alteration in organically polluted rivers. Unfortunately, studies examining how invertebrate communities specifically respond to nutrient inputs or eutrophication remain scarce in large rivers, under a multipressure context. Although some direct toxic effects of nitrogen are known (e.g. Camargo *et al.*, 2005; Lecerf *et al.*, 2006), it seems that nutrient and eutrophication effects on benthic fauna occur rather via indirect processes (Friberg *et al.*, 2010). Dissolved oxygen depletion could be one

of the major indirect drivers, due to the increase in algal and microbial activities with nutrient excess (Smith *et al.*, 1999; Biggs *et al.*, 2000). This can be particularly true in the warmest period, when organic pollution exacerbates the effects of high temperatures on microbial activity, resulting in low water dissolved oxygen concentrations that are unable to supply the increasing metabolic demand of invertebrates (Dahl *et al.*, 2004). Differences in competition ability of organisms along nutrient gradients and changes in food stoichiometry are two other potential factors that have already been proposed to explain alteration in invertebrate community composition by nutrient contamination (Dang *et al.*, 2009). In many cases, river nutrient enrichment leads to water quality degradation, trophic resource modifications and potential loss of biodiversity with assemblages exhibiting more pollution resistant taxa (Smith *et al.*, 1999; Allan, 2004; Dahl *et al.*, 2004). In these circumstances, the inverse pattern observed at Dampierre, i.e. an increasing proportion of pollution-sensitive taxa related to water quality improvement, is consistent with the phosphorus input reduction and eutrophication limitation observed in the Loire River. A complementary process could be a decline in phytoplankton concentration leading to better light penetration in the water column, allowing a better development of macrophytes and periphyton. This development could provide new sources of food and/or refugia for invertebrates (e.g. Collier *et al.*, 1998), promoting benthic assemblage diversity. The appearance of sensitive taxa has also contributed to an increase in global community richness, potentially explaining the correlations between richness and water quality trends.

In addition, all the sensitive taxa appearing in the recent years are typical from fast flowing waters, reinforcing the hypothesis that hydrological effects could be hidden. However, even if such taxa exhibit affinities for similar habitat conditions, they are clearly (taxonomically) different from taxa that disappeared or have declined during the study period. Therefore, no full taxonomic resilience of the autochthonous invertebrate community has yet been observed, although it does not necessarily mean that functional recovery has not occurred. Other studies have revealed no or only partial biological recovery of river invertebrates after water quality recovery (e.g. Bradley & Ormerod, 2002; Harris & Heathwaite, 2012). As already emphasized by Ormerod (2004), the structure or functioning of restored ecosystems may significantly differ from comparable, pristine systems (Bradshaw, 1996), and even organisms with rapid response capacities – about 4 months for benthic invertebrates in response to the factors taken into account in this study – may exhibit very slow

recovery after physical and/or chemical restoration by comparison with the abruptness of the initial impacts (Hirst *et al.*, 2004). Recovery limitation can be biological, e.g. when disappearing taxa are unable to recolonize lost areas due (i) to their weak dispersal capacities or (ii) to the settlement of new, efficient competitors (often invasive species) rapidly colonizing vacant habitats after restoration (Ledger & Hildrew, 2005). Recovery limitation can be also environmental, due to abiotic stress (e.g. climate change) that are likely to reduce or confound biological recovery (Bradley & Ormerod, 2001).

Caveats and future outlooks

Although the study outcomes have supported all our hypotheses, some of the interpretations have to be considered with caution. First, long-term data on water temperature showed that warming slowed over the last 10–15 years of the study period whereas water quality simultaneously exhibited a substantial improvement. So, the impact of local confounding effects could have been slightly exacerbated by hydroclimatic conditions less stressful for sensitive taxa. In a context of multiple stressors, this kind of potential interaction demonstrates the interest of long-term data. The time period considered is a crucial point since warming is expected to continue at a higher rate in the next years, whatever the recovery measures that will be implemented (IPCC, 2007). Several studies have demonstrated that hydroclimatic impacts should be strongly enhanced by the good chemical water quality of many rivers (due to the implementation of appropriate management and restoration programmes, e.g. in the European Water Framework Directive implementation context), that has allowed the (re)settlement of pollution-sensitive taxa potentially more vulnerable to global changes (Daufrès *et al.*, 2007; Dewson *et al.*, 2007; Durance & Ormerod, 2007). So, this 'adverse side' effect of regulatory measures might now become a new management challenge (Durance & Ormerod, 2009).

Moreover, indirect relationships could obviously exacerbate the local effects of water quality improvement as demonstrated by the strong negative correlation between *Corbicula* abundance and chlorophyll-a concentration (Fig. 7). Given the high general tolerance of this filterer and assumptions already made in other studies (e.g. Descy *et al.*, 2012; Floury *et al.*, 2012), it is highly probable that the observed relationship involves a process of phytoplankton filtration by the bivalve rather than a positive response of *Corbicula* population to water quality improvement.

Even if several studies have warned about the increasing risk of underestimating the biotic impact of

climate changes when using the family identification level rather than the species level due to the potential loss in within-family ecological diversity not taken into account (e.g. Bêche & Resh, 2007; Bonada *et al.*, 2007), our results have shown the potential interest of such identification level, usually used in many routine surveys.

Notwithstanding these caveats, the general ecological pattern observed for the Loire River is rather unequivocal, especially for taxa either threatened or developing. Hence, hydroclimatic factors driven by global climate changes have impaired invertebrate community composition at Dampierre, similar to other river systems. The number and abundance of native, pollution sensitive and rheophilic taxa have decreased, in contrast with pollution tolerant and limnophilic taxa such as most of the invasive species caught during the study period, as a consequence, in particular, of water warming. In contrast, positive local changes in water chemistry, driven by management actions, have been able to confound and partially reduce the adverse effects of global changes. As such, our study has provided original and promising insights for disentangling the effects of multiple stressors in large rivers, to guide management and restoration strategies. More broadly, this study has highlighted also the critical need for long-term ecological surveys to address such issues. They have proved to be a primordial prerequisite to detect (i) the global climatic factors significantly influencing local communities, (ii) the confounding effect of local alternatives or pressures that can limit or exacerbate the negative consequences of climate changes and (iii) potential thresholds in environmental and biological trends, occurring over multidecade periods and being most likely in multiple-stressor contexts.

Further investigations should be now allocated to a best understanding of the ecological responses of invertebrates. The most obvious and attractive approach would probably be to apply a 'trait-based approach' that examines long-term changes in the functional composition of macroinvertebrate communities. In such a multiple-stressor context, specific responses of a combination of trait descriptors to different environmental parameters could be a useful alternative (Bonada *et al.*, 2007; Statzner & Bêche, 2010). This approach could allow investigating the potential existence of a functional resilience despite the absence of taxonomic recovery and to precise which combination of functional adaptations could be responsible of such resilience.

Acknowledgements

This work was supported by EDF R&D and Irstea in the framework of a partnership research program in hydrobiology and

temperature. Data were provided by the monitoring program carried out in the vicinity of EDF nuclear power plants and the Loire-Bretagne Basin Water Authority. The authors are very grateful to the editor and three anonymous reviewers for their valuable comments on the manuscript.

References

- Allan JD (2004) Landscapes and riverscapes: the influence of land use on stream ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **35**, 257–284.
- Andersen HE, Kronvang B, Larsen SE, Hoffmann CC, Jensen TS, Rasmussen EK (2006) Climate-change impacts on hydrology and nutrients in a Danish lowland river basin. *Science of the Total Environment*, **365**, 223–237.
- Arnell NW (1999) The effect of climate change on hydrological regimes in Europe: a continental perspective. *Global Environmental Change-Human and Policy Dimensions*, **9**, 5–23.
- Barlocher F, Seena S, Wilson KP, Williams DD (2008) Raised water temperature lowers diversity of hyporheic aquatic hyphomycetes. *Freshwater Biology*, **53**, 368–379.
- Beaugrand G, Luczak C, Edwards M (2009) Rapid biogeographical plankton shifts in the North Atlantic Ocean. *Global Change Biology*, **15**, 1790–1803.
- Bêche LA, Resh VH (2007) Short-term climatic trends affect the temporal variability of macroinvertebrates in California 'Mediterranean' streams. *Freshwater Biology*, **52**, 2317–2339.
- Bender EA, Case TJ, Gilpin ME (1984) Perturbation experiments in community ecology – theory and practice. *Ecology*, **65**, 1–13.
- Biggs BJF, Francoeur SN, Huryn AD, Young R, Arbuckle CJ, Townsend CR (2000) Trophic cascades in streams: effects of nutrient enrichment on autotrophic and consumer benthic communities under two different fish predation regimes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **57**, 1380–1394.
- Bonada N, Dolédec S, Statzner B (2007) Taxonomic and biological trait differences of stream macroinvertebrate communities between mediterranean and temperate regions: implications for future climatic scenarios. *Global Change Biology*, **13**, 1658–1671.
- Boulton AJ (2003) Parallels and contrasts in the effects of drought on stream macroinvertebrate assemblages. *Freshwater Biology*, **48**, 1173–1185.
- Bradley DC, Ormerod SJ (2001) Community persistence among stream invertebrates tracks the North Atlantic Oscillation. *Journal of Animal Ecology*, **70**, 987–996.
- Bradley DC, Ormerod SJ (2002) Long-term effects of catchment liming on invertebrates in upland streams. *Freshwater Biology*, **47**, 161–171.
- Bradshaw AD (1996) Underlying principles of restoration. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **53**, 3–9.
- Brancotte V, Vincent T (2002) The invasion of French hydrographic system by the molluscs *Corbicula* spp details of settlement and main role of ship canals. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **365–66**, 325–337.
- Brown LE, Hannah DM, Milner AM (2007) Vulnerability of alpine stream biodiversity to shrinking glaciers and snowpacks. *Global Change Biology*, **13**, 958–966.
- Buisson L, Thuiller W, Lek S, Lim P, Grenouillet G (2008) Climate change hastens the turnover of stream fish assemblages. *Global Change Biology*, **14**, 2232–2248.
- Burgmer T, Hillebrand H, Pfenninger M (2007) Effects of climate-driven temperature changes on the diversity of freshwater macroinvertebrates. *Oecologia*, **151**, 93–103.
- Camargo JA, Alonso A, Salamanca A (2005) Nitrate toxicity to aquatic animals: a review with new data for freshwater invertebrates. *Chemosphere*, **58**, 1255–1267.
- Chadwick MA, Feminella JW (2001) Influence of salinity and temperature on the growth and production of a freshwater mayfly in the Lower Mobile River, Alabama. *Limnology and Oceanography*, **46**, 532–542.
- Chessman BC (2009) Climatic changes and 13-year trends in stream macroinvertebrate assemblages in New South Wales, Australia. *Global Change Biology*, **15**, 2791–2802.
- Collier KJ, Wilcock RJ, Meredith AS (1998) Influence of substrate type and physicochemical conditions on macroinvertebrate faunas and biotic indices of some lowland Waikato, New Zealand, streams. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **32**, 1–19.
- Dahl J, Johnson RK, Sandin L (2004) Detection of organic pollution of streams in southern Sweden using benthic macroinvertebrates. *Hydrobiologia*, **516**, 161–172.
- Dang CK, Harrison S, Sturt MM, Giller PS, Jansen MAK (2009) Is the elemental composition of stream invertebrates a determinant of tolerance to organic pollution? *Journal of the North American Benthological Society*, **28**, 778–784.
- Daufresne M, Boët P (2007) Climate change impacts on structure and diversity of fish communities in rivers. *Global Change Biology*, **13**, 2467–2478.
- Daufresne M, Roger MC, Capra H, Lamouroux N (2004) Long-term changes within the invertebrate and fish communities of the Upper Rhone River: effects of climatic factors. *Global Change Biology*, **10**, 124–140.
- Daufresne M, Bady P, Fruget JF (2007) Impacts of global changes and extreme hydroclimatic events on macroinvertebrate community structures in the French Rhône River. *Oecologia*, **151**, 544–559.
- Davis J, Sim L, Chambers J (2010) Multiple stressors and regime shifts in shallow aquatic ecosystems in antipodean landscapes. *Freshwater Biology*, **55**, 5–18.
- Descy JP, Leitao M, Everbecq E, Smits JS, Delière JF (2012) Phytoplankton of the River Loire, France: a biodiversity and modelling study. *Journal of Plankton Research*, **34**, 120–135.
- Devin S, Beisel JN, Usseglio-Polatera P, Moreteau JC (2005) Changes in functional biodiversity in an invaded freshwater ecosystem: the Moselle River. *Hydrobiologia*, **542**, 113–120.
- Dewson ZS, James ABW, Death RG (2007) A review of the consequences of decreased flow for instream habitat and macroinvertebrates. *Journal of the North American Benthological Society*, **26**, 401–415.
- Downes BJ (2010) Back to the future: little-used tools and principles of scientific inference can help disentangle effects of multiple stressors on freshwater ecosystems. *Freshwater Biology*, **55**, 60–79.
- Dray S, Dufour AB (2007) The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, **22**, 1–20.
- Durance I, Ormerod SJ (2007) Climate change effects on upland stream macroinvertebrates over a 25-year period. *Global Change Biology*, **13**, 942–957.
- Durance I, Ormerod SJ (2009) Trends in water quality and discharge confound long-term warming effects on river macroinvertebrates. *Freshwater Biology*, **54**, 388–405.
- Durance I, Ormerod SJ (2010) Evidence for the role of climate in the local extinction of a cool-water trichopteran. *Journal of the North American Benthological Society*, **29**, 1367–1378.
- Eckhardt K, Ulbrich U (2003) Potential impacts of climate change on groundwater recharge and streamflow in a central European low mountain range. *Journal of Hydrology*, **284**, 244–252.
- Elliott JA, Jones ID, Thackeray SJ (2006) Testing the sensitivity of phytoplankton communities to changes in water temperature and nutrient load, in a temperate lake. *Hydrobiologia*, **559**, 401–411.
- Fausch KD, Baxter CV, Murakami M (2010) Multiple stressors in North Temperate streams: lessons from linked forest-stream ecosystems in northern Japan. *Freshwater Biology*, **55**, 120–134.
- Feio MJ, Coimbra CN, Graca MAS, Nichols SJ, Norris RH (2010) The influence of extreme climatic events and human disturbance on macroinvertebrate community patterns of a Mediterranean stream over 15 y. *Journal of the North American Benthological Society*, **29**, 1397–1409.
- Floury M, Delattre C, Ormerod SJ, Souchon Y (2012) Global versus local change effects on a large European river. *Science of the Total Environment*, **441**, 220–229.
- Friberg N, Skriver J, Larsen SE, Pedersen ML, Buffagni A (2010) Stream macroinvertebrate occurrence along gradients in organic pollution and eutrophication. *Freshwater Biology*, **55**, 1405–1419.
- Fruget JF, Centofanti M, Dessaux J, Olivier JM, Druart JC, Martinez PJ (2001) Temporal and spatial dynamics in large rivers: example of a long-term monitoring of the middle Rhône River. *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology*, **37**, 237–251.
- Haidekker A, Hering D (2008) Relationship between benthic insects (Ephemeroptera, Plecoptera, Coleoptera, Trichoptera) and temperature in small and medium-sized streams in Germany: a multivariate study. *Aquatic Ecology*, **42**, 463–481.
- Hamed KH, Rao AR (1998) A modified Mann-Kendall trend test for autocorrelated data. *Journal of Hydrology*, **204**, 182–196.
- Hari RE, Livingstone DM, Siber R, Burkhardt-Holm P, Guttinger H (2006) Consequences of climatic change for water temperature and brown trout populations in Alpine rivers and streams. *Global Change Biology*, **12**, 10–26.
- Harris GP, Heathwaite AL (2012) Why is achieving good ecological outcomes in rivers so difficult? *Freshwater Biology*, **57**, 91–107.
- Hassall C, Thompson DJ, French GC, Harvey IF (2007) Historical changes in the phenology of British Odonata are related to climate. *Global Change Biology*, **13**, 933–941.
- Hawkins CP, Hogue JN, Decker LM, Feminella JW (1997) Channel morphology, water temperature, and assemblage structure of stream insects. *Journal of the North American Benthological Society*, **16**, 728–749.
- Heathwaite AL (2010) Multiple stressors on water availability at global to catchment scales: understanding human impact on nutrient cycles to protect water quality and water availability in the long term. *Freshwater Biology*, **55**, 241–257.
- Heino J, Virkkala R, Toivonen H (2009) Climate change and freshwater biodiversity: detected patterns, future trends and adaptations in Northern regions. *Biological Reviews*, **84**, 39–54.

- Hering D, Schmidt-Kloiber A, Murphy J *et al.* (2009) Potential impact of climate change on aquatic insects: a sensitivity analysis for European caddisflies (Trichoptera) based on distribution patterns and ecological preferences. *Aquatic Sciences*, **71**, 3–14.
- Hirst H, Chaud F, Delabie C, Juttner I, Ormerod SJ (2004) Assessing the short-term response of stream diatoms to acidity using inter-basin transplantations and chemical diffusing substrates. *Freshwater Biology*, **49**, 1072–1088.
- Hughes L (2000) Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology & Evolution*, **15**, 56–61.
- IPCC (2007) *Climate Change 2007: The Physical Science Basis*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Jackson JK, Füreder L (2006) Long-term studies of freshwater macroinvertebrates: a review of the frequency, duration and ecological significance. *Freshwater Biology*, **51**, 591–603.
- Jacobsen D, Schultz R, Encalada A (1997) Structure and diversity of stream invertebrate assemblages: the influence of temperature with altitude and latitude. *Freshwater Biology*, **38**, 247–261.
- Khalanski M, Carrel G, Desaint B, Fruget JF, Olivier JM, Poirel A, Souchon Y (2008) Global thermal study of the Rhône – hydrobiological impact of cumulative warming. *Hydroécologie Appliquée*, **16**, 53–108.
- Kishi D, Murakami M, Nakano S, Maekawa K (2005) Water temperature determines strength of top-down control in a stream food web. *Freshwater Biology*, **50**, 1315–1322.
- Lake PS (2000) Disturbance, patchiness, and diversity in streams. *Journal of the North American Benthological Society*, **19**, 573–592.
- Langan SJ, Johnston L, Donaghy MJ, Youngson AF, Hay DW, Soulsby C (2001) Variation in river water temperatures in an upland stream over a 30-year period. *Science of the Total Environment*, **265**, 195–207.
- Lecerf A, Usseglio-Polatera P, Charcosset JY, Lambrigt D, Bracht B, Chauvet E (2006) Assessment of functional integrity of eutrophic streams using litter breakdown and benthic macroinvertebrates. *Archiv für Hydrobiologie*, **165**, 105–126.
- Ledger ME, Hildrew AG (2005) The ecology of acidification and recovery: changes in herbivore-algal food web linkages across a stream pH gradient. *Environmental Pollution*, **137**, 103–118.
- Mac Nally R (2002) Multiple regression and inference in ecology and conservation biology: further comments on identifying important predictor variables. *Biodiversity and Conservation*, **11**, 1397–1401.
- Magnuson JJ (1990) Long-term ecological research and the invisible present. *BioScience*, **40**, 495–501.
- Mason NWH, Irz P, Lanoiselee C, Mouillot D, Argillier C (2008) Evidence that niche specialization explains species-energy relationships in lake fish communities. *Journal of Animal Ecology*, **77**, 285–296.
- Middelkoop H, Daamen K, Gellens D *et al.* (2001) Impact of climate change on hydrological regimes and water resources management in the Rhine basin. *Climatic Change*, **49**, 105–128.
- Millennium Ecosystem Assessment (2005) *Ecosystems and Human Well-being: Current State and Trends*. World Resources Institute, Washington, DC.
- Monk WA, Wood PJ, Hannah DM, Wilson DA (2008) Macroinvertebrate community response to inter-annual and regional river flow regime dynamics. *River Research and Applications*, **24**, 988–1001.
- Mouthon J (2000) Distribution of *Corbicula* Megerle von Mühlfeld (Bivalvia: Corbiculidae) in France at the beginning of the 21st century. *Hydroécologie Appliquée*, **12**, 135–146.
- Mouthon J, Daufresne M (2006) Effects of the 2003 heatwave and climatic warming on mollusc communities of the Saône: a large lowland river and of its two main tributaries (France). *Global Change Biology*, **12**, 441–449.
- Nijssen B, O'Donnell GM, Hamlet AF, Lettenmaier DP (2001) Hydrologic sensitivity of global rivers to climate change. *Climatic Change*, **50**, 143–175.
- Oberdorff T, Guegan JF, Huguéy B (1995) Global scale patterns of fish species richness in rivers. *Ecography*, **18**, 345–352.
- Ormerod SJ (2004) A golden age of river restoration science? *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems*, **14**, 543–549.
- Ormerod SJ, Dobson M, Hildrew AG, Townsend CR (2010) Multiple stressors in freshwater ecosystems. *Freshwater Biology*, **55**, 1–4.
- Oudin LC, Reyes-Marchant P, Vigneron T *et al.* (2009) The Loire Basin. In: *Rivers of Europe* (eds Tockner K, Ct R, Uehlinger U), pp. 167–181. British Library, London.
- Parmesan C, Yohe G (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, **421**, 37–42.
- R Development Core Team (2011) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ricciardi A, Rasmussen JB (1999) Extinction rates of North American freshwater fauna. *Conservation Biology*, **13**, 1220–1222.
- Root TL, Price JT, Hall KR, Schneider SH, Rosenzweig C, Pounds JA (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, **421**, 57–60.
- Sala OE, Chapin FS, Armesto JJ *et al.* (2000) Biodiversity – global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, **287**, 1770–1774.
- Smith VH, Tilman GD, Nekola JC (1999) Eutrophication: impacts of excess nutrient inputs on freshwater, marine, and terrestrial ecosystems. *Environmental Pollution*, **100**, 179–196.
- Smol JP (2010) The power of the past: using sediments to track the effects of multiple stressors on lake ecosystems. *Freshwater Biology*, **55**, 43–59.
- Sneath PHA, Sokal RR (1973) *Numerical Taxonomy: The Principles and Practice of Numerical Classification*. Freeman, San Francisco.
- Statzner B, Bêche LA (2010) Can biological invertebrate traits resolve effects of multiple stressors on running water ecosystems? *Freshwater Biology*, **55**, 80–119.
- Strayer DL (2010) Alien species in fresh waters: ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future. *Freshwater Biology*, **55**, 152–174.
- Tachet H, Gascignard-Fossati O, Cellot B, Berly A (1988) Le macrobenthos de la Saône. *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology*, **24**, 83–100.
- Tachet H, Richoux P, Bournaud M, Usseglio-Polatera P (2006) *Invertébrés d'eau douce: Systématique, biologie, écologie*. CNRS, Paris.
- Tockner K, Pusch M, Borchardt D, Lorang MS (2010) Multiple stressors in coupled river-floodplain ecosystems. *Freshwater Biology*, **55**, 135–151.
- Usseglio-Polatera P, Bournaud M (1989) Trichoptera and Ephemeroptera as indicators of environmental changes of the Rhône River at Lyon over the last twenty-five years. *Regulated Rivers: Research & Management*, **4**, 249–262.
- Vannote RL, Minshall GW, Cummins KW, Sedell JR, Cushing CE (1980) The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **37**, 130–137.
- Verneaux J, Faessel B, Malesieux G (1976) *Note préliminaire à la proposition de nouvelles méthodes de détermination de la qualité des eaux courantes*. Travaux du Laboratoire d'Hydrobiologie de l'Université de Besançon. Besançon, France.
- Walsh C, Mac Nally R (2008) hier.part: Hierarchical Partitioning. R package version 1.0-3.
- Walther GR (2010) Community and ecosystem responses to recent climate change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, **365**, 2019–2024.
- Ward JH (1963) Hierarchical grouping to optimize an objective function. *Journal of the American Statistical Association*, **58**, 236–244.
- Webb BW, Nobilis F (2007) Long-term changes in river temperature and the influence of climatic and hydrological factors. *Hydrological Sciences Journal-Journal des Sciences Hydrologiques*, **52**, 74–85.
- Whitehead PG, Wilby RL, Battarbee RW, Kernan M, Wade AJ (2009) A review of the potential impacts of climate change on surface water quality. *Hydrological Sciences Journal-Journal des Sciences Hydrologiques*, **54**, 101–123.
- Wilby RL, Orr H, Watts G *et al.* (2010) Evidence needed to manage freshwater ecosystems in a changing climate: turning adaptation principles into practice. *Science of the Total Environment*, **408**, 4150–4164.
- Wood PJ, Hannah DM, Agnew MD, Petts GE (2001) Scales of hydroecological variability within a groundwater-dominated stream. *Regulated Rivers: Research & Management*, **17**, 347–367.
- Woodward G, Perkins DM, Brown LE (2010) Climate change and freshwater ecosystems: impacts across multiple levels of organization. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, **365**, 2093–2106.
- Wright JF, Clarke RT, Gunn RJM, Kneebone NT, Davy-Bowker J (2004) Impact of major changes in flow regime on the macroinvertebrate assemblages of four chalk stream sites, 1997–2001. *River Research and Applications*, **20**, 775–794.

